„Lebende Fossilien" im Organismenreich Paläontologie und Molekularbiologie als wichtigste Grundlagen

E. THENIUS

Abstract: At first a definition of the conception "living fossil" is given. Further there is a review of the well-known "living fossils" within the Archaea (for example: *Pyrolobus fumarii*), Bacteria (Cyanobacteria) and Eukarya (f. ex. *Ginkgo biloba*, *Metasequoia* "*glyptostroboides*", *Dipteris conjugata* and *Amborella trichopoda* as plants; *Limulus*, *Triops*, *Lingula*, *Nautilus*, *Latimeria*, *Neoceratodus*, *Andrias*, *Sphenodon*, *Mekosuchus*, *Didelphis*, *Dromiciops*, *Hypsiprymnodon* and *Echinosorex* as animals) with a discussion over the importance of "living fossils" for the evolution.
Data for the judgement of the phylogenetic affinities of the „living fossils" are on the one hand age-dating fossils, on the other side molecularbiological findings.

Key words: "Living fossils", Lazarus-effect, molecular clock, reading path.

Einleitung

Nach dem „Paläontologischen Wörterbuch" von LEHMANN (1996: 130) sind es „stammesgeschichtliche Dauertypen, die sich als einzelne Arten mehr oder weniger unverändert" bis in die Gegenwart „erhalten haben". Eine exakte Definition für diese Lebewesen gibt es nicht, dennoch sei an Hand einiger Beispiele eine Definition versucht und gleichzeitig ihre Bedeutung für die Evolutionsbiologie aufgezeigt. Der Begriff geht auf Ch. DARWIN zurück. Er verwendete ihn erstmalig in seinem grundlegenden Werk „Über den Ursprung der Arten" („On the origin of species") (1859: 107). DARWIN verstand unter diesem Begriff, der als Widerspruch in sich, hier unter Anführungszeichen verwendet sei, rezente, d.h. in der geologischen Jetztzeit (Holozän mit einer Dauer von etwa 10.000 Jahren) lebende Organismen, die nach den von ihm angeführten Beispielen eine Art Mittelstellung zwischen zwei heute völlig getrennten systematischen (Groß-) Einheiten einnehmen. Als Beispiele dafür nannte Darwin das australische Schnabeltier (*Ornithorhynchus* [„*Platypus*"] *anatinus*) und den südamerikanschen Schuppenmolch (*Lepidosiren paradoxus*), einen Lungenfisch.

Das amphibisch lebende Schnabeltier (Abb. 1) „vermittelt" durch seine „Schlüsselmerkmale" (z. B. Eierleger und Kloake wie ein Reptil, Behaarung und drei Gehörknöchelchen wie ein Säugetier) zwischen Kriechtieren, also Reptilien, und Säugetieren, der südamerikanische Lungenfisch als Kiemen- und Lungenatmer zwischen Fischen („Pisces") und Lurchen (Amphibia). Beide Arten würden heute wohl eher als „connecting links" denn als „lebende Fossilien" bezeichnet werden (Abb. 2).

Welche Lebewesen kann man nun wirklich als „lebende Fossilien" bezeichnen? Wie bereits erwähnt, sind es stammesgeschichtliche Dauertypen, eine Definition, die durch gewisse Kriterien ergänzt werden kann, soweit man von morphologisch-anatomischen und physiologischen Merkmalen ausgeht, wie sie üblicherweise bei den Eukarya (= Eukaryota) beurteilt werden können. Zusätzlich lassen sich auch verbreitungsgeschichtliche Aspekte heranziehen. Hier seien diese Kriterien an Hand der rezenten Lungenfische aufgezeigt und damit zugleich eine Definition des Begriffes „lebendes Fossil" gegeben. Dies erscheint auch deshalb wichtig, weil Untersuchungen in den letzten Jahren neue Erkenntnisse für die „klassischen lebenden Fossilien", wie Perlboote (Gattung *Nautilus*), Quastenflosser (*Latimeria*) und die Brückenechsen (*Sphenodon*) erbracht haben (vgl. THENIUS 2000).

Versuch einer Definition des Begriffes „lebendes Fossil"

Die rezenten Lungenfische (Dipnoi = Doppelatmer) stehen im System der Knochenfische (Osteichthyes = Osteognathomorpha) ziemlich isoliert (Abb. 3) und sind nur durch drei Gattungen vertreten. Meist

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007): 75–96



Abb. 1: Das australische Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus).* Beachte Hornschnabel, Behaarung, Schwimmhäute an den Vorder- und Hinterfüßen und den „Biber"-Schwanz. Foto A. Root, OKAPIA Frankfurt /M.

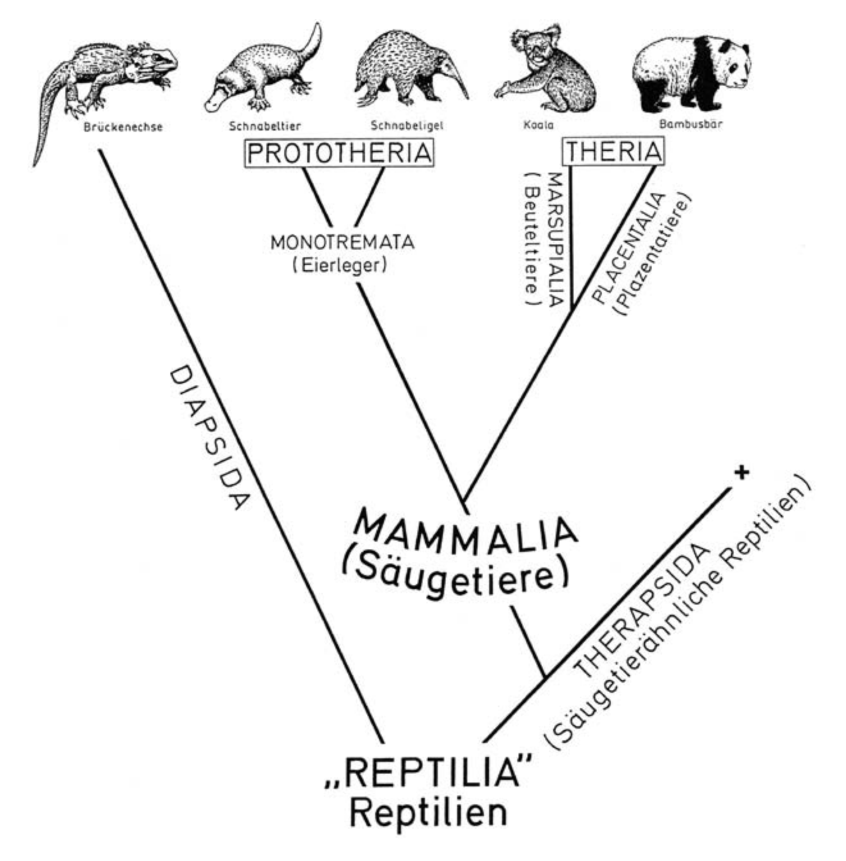


Abb. 2: Das Schnabeltier als „lebendes Fossil" im Sinne von Charles Darwin 1859. Beachte Mittelstellung der Eierleger zwischen Reptilien und „höheren" Säugetieren (Theria). Nach Thenius 2000.

werden sie zusammen mit den Quastenflossern auf Grund des Flossenbaues als Sarcopterygii (= Fleischflosser) den Actinopterygii (= Strahlenflosser) gegenübergestellt. Die drei Gattungen (*Lepidosiren* – Südamerika, *Protopterus* – Afrika und *Neoceratodus* – Australien (Abb. 4) zeigen mit insgesamt sechs Arten eine sogenannte Gondwana-Verbreitung, d.h. sie sind (als Süßwasserfische) auf die Südkontinente beschränkt, wobei es sich bei *Neoceratodus forsteri* um ein echtes Reliktareal handelt. Einst waren Lungenfische, wie Fossilfunde belegen, weltweit verbreitet und zeitweise auch im Meer heimisch. Im Aussehen unterscheidet sich der australische Lungenfisch praktisch nicht von Fossilformen aus dem jüngeren Erdaltertum (z. B. *Uronemus* im Perm; Abb. 5).

Während die Entdeckung des südamerikanischen Schuppenmolches (*Lepidosiren paradoxus*) durch den österreichischen Forschungsreisenden Johann Natterer im Jahr 1833 und die spätere Beschreibung durch den Ichthyologen L. J. Fitzinger vom Naturhistorischen Museum Wien im Jahr 1836 kein besonderes Echo in Zoologenkreisen auslöste, war die Entdeckung des australischen Lungenfisches (*Neoceratodus forsteri*) durch Gerard Krefft vom Sydney-Museum im Jahr 1870 eine richtige wissenschaftliche Sensation. Besitzt doch dieser Fisch ein Gebiss aus Zahnplatten, wie sie bis damals nur fossil bekannt waren. Hatte doch der berühmte Schweizer Ichthyologe Louis Agassiz derartige isolierte Zahnplatten, wie sie für Süßwasserablagerungen der germanischen Trias Mitteldeutschlands charakteristisch sind, im Jahr 1838 unter dem Namen *Ceratodus* beschrieben, diese allerdings den Haien (Cestraciones) zugeordnet. Und nun tauchte ein lebender Fisch mit einem derartigen Gebiss auf! *Neoceratodus forsteri* zeigt durch die typischen Quastenflossen (Archipterygien), die Beschuppung des Körpers mit Kosmoidschuppen, die knorpelige Chorda dorsalis, das Gebiss und dem allgemeinen Habitus altertümliche Merkmale, wie sie von körperlich erhaltenen Lungenfischen aus der Perm- und Triaszeit bekannt sind (Abb. 6). Demgegenüber ist bei *Lepidosiren* und *Protopterus* der Körper aalförmig verlängert, die Schuppen sind weitgehend rückgebildet und die paarigen, fast nur fadenförmig entwickelten Flossen sowie die stark reduzierten Zahnplatten weichen völlig vom Ceratodus-Typ ab. Die Lungensäcke sind paarig ausgebildet, während *Neoceratodus forsteri* durch Reduktion nur einen Lungensack besitzt.

Diese unterschiedlichen Merkmale werfen für den Wissenschafter die Frage auf, was ist in stammesgeschichtlicher Hinsicht als ursprünglich, also primitiv, und was ist als abgeleitet oder spezialisiert zu bewerten. Für die rezenten Lungenfische kann an Hand von Fossilfunden diese Frage und damit die sogenannte Lesrichtung der Evolution eindeutig beantwortet werden, indem etwa die kräftigen Schuppen, die Archipterygien und die massiven Zähne als ursprünglich gelten können. Meist ist dies nicht so einfach, vor allem dann, wenn sich der Mosaikmodus der Evolution (= Heterobathmie

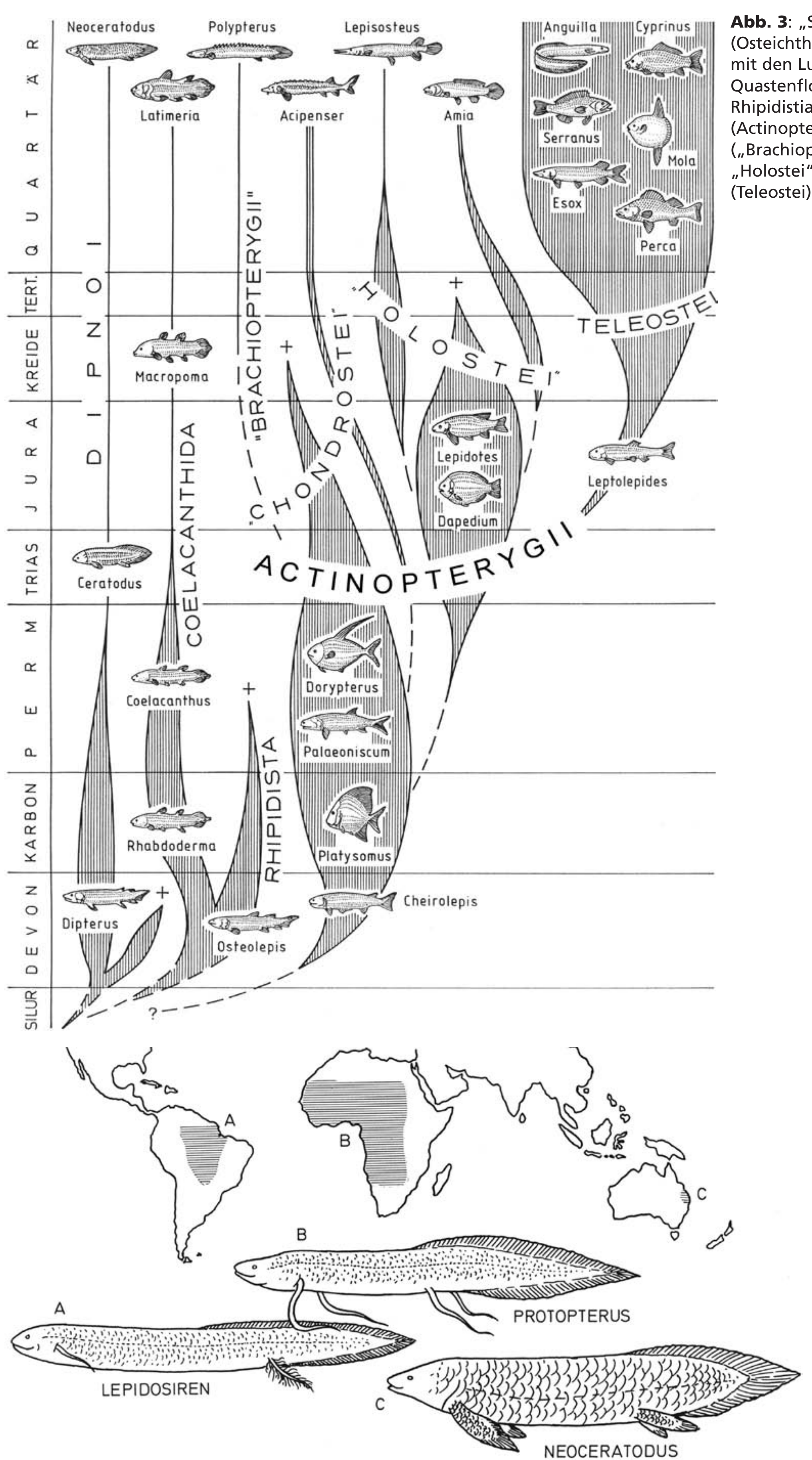


Abb. 3: „Stammbaum" der Knochenfische (Osteichthyes). Fleischflosser (Sarcopterygii) mit den Lungenfischen (Dipnoi) und Quastenflossern (Coelacanthida und Rhipidistia) sowie die Strahlenflosser (Actinopterygii) mit den „Ganoidfischen" („Brachiopterygii", „Chondrostei" und „Holostei") und den „echten" Knochenfischen (Teleostei). Ausführung L. Leitner.

Abb. 4: Die gegenwärtige disjunkte Verbreitung der Lungenfische auf den Südkontinenten (sog. Gondwana-Verbreitung). *Lepidosiren* und *Protopterus* als Schwestergattungen als Hinweis auf den einstigen Doppelkontinent (Südamerika-Afrika) im Erdmittelalter. Nach THENIUS 1984.

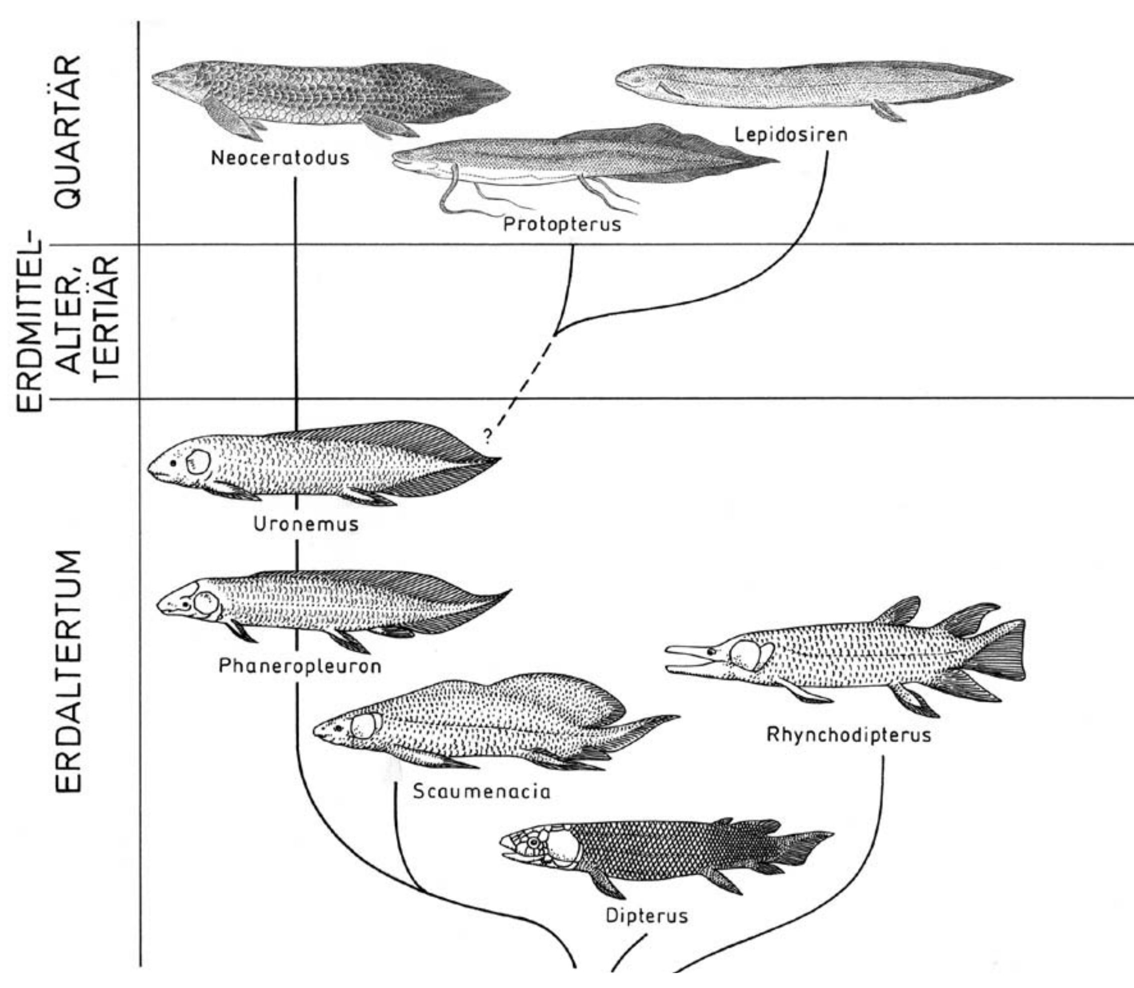


Abb. 5: „Stammbaum" der Lungenfische. Beachte Formenfülle im Erdaltertum. Von den drei rezenten Gattungen ist nur der australische Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) als „lebendes Fossil" zu bezeichnen. Die afrikanischen und südamerikanischen Lungenfische sind gegenüber ihren Stammformen stark abgeleitet. Der Ceratodus-Typ ist seit der Permzeit (z. B. *Uronemus*) unverändert. Nach THENIUS 1984.

der Merkmale) durch die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit einzelner Merkmale auswirkt und die Unterscheidung im Sinne von ABEL (1914) sog. Orimenten und Rudimenten erschwert. So sind etwa beim Schnabeltier als Eierleger eine echte Kloake, d.h. eine gemeinsame Öffnung für den Darm- und Urogenitaltrakt, keine äußeren Ohrmuscheln, das Hörorgan mit einer Lagena anstelle einer echten Cochlea (= Schnecke) im Innenohr, freie Halsrippen und der Bau des Schultergürtels als „Reptil"-Merkmale, Haare, Milchdrüsen (allerdings keine Zitzen), ein sekundäres Kiefergelenk (= Squamoso-Dentalgelenk), drei Gehörknöchelchen im Mittelohr und der Bau des Gehirns als „Säugetier"-Merkmale entwickelt.



Abb. 6: *Neoceratodus forsteri* der australische Lungenfisch aus Queensland. Steinhart Aquarium. – Foto: NAS/T. McHugh, OKAPIA Frankfurt/M.

Nun aber wieder zurück zu den rezenten Lungenfischen. Bei den südamerikanischen und afrikanischen Dipnoi ist ein Trockenschlaf in Schleimkokons bzw. -röhren ausgebildet, in denen diese Fische dank ihrer Lungen monatelange Trockenzeiten überdauern können, was übrigens auch für fossile Lungenfische (z. B. *Gnathorhiza* aus dem Perm) nachgewiesen werden konnte. Der australische Lungenfisch hat diese Eigenschaft nicht entwickelt, verhält sich demnach auch in dieser Hinsicht ursprünglicher als seine südamerikanischen und afrikanischen Verwandten. Damit ist auch die taxonomische Bewertung angesprochen. Wie aus der Merkmalskombination und der Lebensweise hervorgeht, stehen *Lepidosiren* und *Protopterus* einander näher, weshalb sie auch als Angehörige einer eigenen Familie (Lepidosirenidae) klassifiziert werden, während *Neoceratodus* der einzige Vertreter der Ceratodidae (= Neoceratodontidae) ist. Die Gattung *Neoceratodus* selbst ist durch Fossilfunde seit der Unterkreide

nachgewiesen. Die nähere Verwandtschaft von *Lepidosiren* und *Protopterus* wird aus ihrer erdgeschichtlichen Vergangenheit verständlich. Südamerika und Afrika trennten sich nach Befunden der Paläontologie als Teile vom einstigen Südkontinent Gondwana erst zur mittleren Kreidezeit voneinander, während Australien und Indien über die Antarktis nach Befunden der Plattentektonik noch länger miteinander verbunden waren. Damit ist auch der bereits oben erwähnte verbreitungsgeschichtliche Aspekt genannt, der zusammen mit stammesgeschichtlichen Hinweisen durch Fossilfunde als einzig realhistorische Belege samt zeitlicher Dimension im Idealfall zur Beurteilung „lebender Fossilien" entscheidend beitragen kann (vgl. Abb. 5).

Für die rezenten Lungenfische bedeutet dies, dass lediglich der australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* als „lebendes Fossil" bezeichnet werden kann, die übrigen lebenden Dipnoi mit den Gattungen *Lepidosiren* und *Protopterus* hingegen nicht. Es ist daher nicht zutreffend, die rezenten Lungenfische in ihrer Gesamtheit als „lebende Fossilien" zu bezeichnen.

Mit dem Beispiel der Lungenfische ist die Bedeutung der Paläontologie als historische Erdwissenschaft hinlänglich unterstrichen. Lungenfische sind seit dem Unter-Devon (*Diabolepis* aus China) als Meeresbewohner bekannt. Ihr Aussehen und damit vor allem der unpaaren Flossen hat sich im Lauf von Jahrmillionen gewandelt, indem die ursprünglich getrennten Rücken- und Analflossen samt Schwanzflosse zu einem durchgehendem Flossensaum umgestaltet wurden. Lungenfische waren einst weltweit verbreitet und erlebten ihre stammesgeschichtlichen Blütezeiten, im Jung-Paläozoikum (Devon) und in der Trias. Mit dem Auftreten der „Chondrostei", „Holostei" und der Teleostei unter dem Actinopterygii werden Lungenfische seit der Trias immer seltener. Während sich die afrikanischen Lungenfische dank ihrer „Trockenschlaf-Strategie"mit mehreren Arten behaupten konnten, überlebte *Neoceratodus forsteri* lediglich in einem Reliktareal in Queensland, wo es im Bereich der Regenwälder um den Burnett und St. Mary River anscheinend nicht zur völligen Austrocknung der Flüsse gekommen ist, auf dem Jahrmillionen hindurch isolierten Kontinent Australien.

Nun aber zur stammesgeschichtlichen Bedeutung der Lungenfische. Sind es, wie verschiedentlich auch heute noch angenommen wird (MICKOLEIT 2004) die sog. Schwestergruppe der Tetrapoden, also der Landwirbeltiere, oder ist unter ihnen gar die Stammform der Tetrapoden zu suchen, wie auf Grund eines vermeintlichen Nasenrachenganges (sog. Choanen) bei den Lungenfischen immer wieder behauptet wurde? Die sog. Choanen der Dipnoer sind, wie zuletzt SCHULTZE (2004) betonte, keine echten Choanen, die Dipnoi sind daher auch nicht als Choanata zu bezeichnen. Gegen eine Abstammung der Tetrapoden von Lungenfischen sprechen nicht nur das Fehlen echter Choanen, sondern auch das Quetschgebiss aus wenigen Zahnplatten, die Auto-[syn-]stylie (feste Verbindung des Neurocraniums mit dem Palatoquadratum) und die große Zahl der Schädelknochen bei den erdgeschichtlich ältesten Lungenfischen.

Die bisherigen molekularbiologischen Analysen ermöglichen keine eindeutige Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse, indem sowohl Hinweise für eine nähere Verwandtschaft zwischen Lungenfischen und Tetrapoden, als auch eine solche zwischen Lungenfischen und bestimmten „Quastenflossern" (Actinistia) bestehen. Von den Actinistia und ihrer Bedeutung für die Abstammung der Tetrapoden wird noch im Abschnitt über *Latimeria* die Rede sein.

Damit dürfte nicht nur die Definition des Begriffes „lebendes Fossil" abgeklärt sein, sondern auch deren eventuelle stammesgeschichtliche Bedeutung. Dass „lebende Fossilien" Auskunft über fossil nicht erhaltene Weichteile geben können sei hier grundsätzlich festgehalten.

„Lebende Fossilien" unter den Prokaryota

Das obige Beispiel (*Neoceratodus forsteri*) betrifft einen Vertreter der Wirbeltiere und damit der Eukarya (Tiere, Pilze und Pflanzen). Nach den neuersten Erkenntnissen gibt es etliche „lebende Fossilien" auch unter den sog. Prokarya (= Prokaryota), also Organismen ohne echten, membran-ummantelten Zellkern, deren phänotypische Differenzierung (= Biodiversität) nicht nach morphologischen Aspekten beurteilt werden kann, sondern nur hinsichtlich der Erbsubstanz (RNA) an Hand molekularbiologischer Analysen. Ihre molekularbiologische Vielfalt übertrifft jene der Eukaryota deutlich.

Damit ist die grundsätzliche Wichtigkeit molekularbiologischer Analysen für die Molekularphylogenetik aufgezeigt. Zugleich muss jedoch auch darauf hingewiesen werden, dass eine Kalibrierung (= Eichung) der sog. „molekularen Uhren" (vgl. LEWIN 1998) nur über altersdatierte Fossilien möglich ist, wenn es darum geht Aussagen über den Zeitpunkt von Aufspaltungen in zwei Gruppen (z. B. Menschenaffe [Schimpansen] und Mensch) zu machen.

Die molekulare Uhr der Evolution, die Emile Zukkerkandl und Linus Pauling vom California Institute of Technology erstmals 1962 publizierten, entspricht im Prinzip eigentlich der sog. Orthogenese mit einer konstanten Evolutionsgeschwindigkeit bei der Annahme einer konstanten Rate von Genmutationen. Gleiches

Abb. 7: „Stammbaum" der drei Ur-Reiche (Domaenen) auf Grund von Sequenzvergleichen der 16(18) s-ribosomalen RNA. Die rot hervorgehobenen Linien sind von hyperthermophilen Archaea besetzt. Nach STETTER 2003, umgezeichnet.

gilt für die Neutralitätstheorie von KIMURA (1968) und damit das Konzept der neutralen Evolution.

Die Neutralitätstheorie betrifft einen alten Konflikt innerhalb der Evolutionsbiologen, da die Änderung adaptiver Merkmale keiner konstanten Rate unterliegen (STORCH et al. 2001). Die Neutralitätstheorie wird heute zwar von der Mehrzahl der Genetiker anerkannt, wenngleich nicht nur die Annahme von der natürlichen Selektion zu anderen Ergebnissen führt. So ist die Mutationsrate der Mitochondrien-DNA ca. 10x schneller als jene der Kern-DNA, auch die der Cloroplasten-DNA ist viel langsamer.

Damit aber wieder zurück zu den Prokaryota. Der Molekularbiologe Carl R. Woese von der University of Illinois in Urbana (USA) hat in jahrzehntelangen Studien über die vergleichende Sequenzierung der ribosomalen RNA (= rRNA) von Archaebakterien die Grundlagen für die systematische Gliederung dieser Prokaryota geschaffen und zugleich aufgezeigt, dass innerhalb der Prokaryota zwei „gleichwertige" Gruppen (Archaea und Bacteria) zu unterscheiden sind, sodass innerhalb aller Organismen drei Großreiche oder „Domaenen" (Archaea, Bacteria und Eukarya) auseinanderzuhalten sind (WOESE et al. 1990).

Nach den von diesen Autoren an Hand von Sequenzvergleichen der 16 (18) s-ribosomalen RNA erstellten „Stammbaum" zählen jene zu den ältesten Archaea, die von STETTER (2003) nach ihrem Lebensraum als hyperthermophile Mikroorganismen bezeichnet werden (Abb. 7). Derartige Hyperthermophile leben gegenwärtig in terrestrischen (Solfatarengebiete) und submarinen Vulkangebieten (Hydrothermalschlote, wie sie als Erzkamine, aus denen meist dunkle Mineralpartikel durch Abkühlung im Meerwasser [Schwarze Raucher = „black smokers"] im Bereich von mittelozeanischen Rükken der Tiefsee vorkommen) bei Temperaturen zwischen 80 und 113° Celsius. Derartige heiße Tiefseequellen wurden erstmalig 1977 im Ostpazifik entdeckt. Nach STET-

TER (2003) sind es Angehörige der Archaea (Crenarchaeota), wie etwa *Pyrolobus fumarii*, *Ignicoccus islandicus*, *Pyrodictium occultum*, *Aciduloprofundum boonei* und *Pyrococcus furiosus*, die meist unter anaeroben Bedingungen leben. Die Energiegewinnung erfolgt ausschließlich chemoautotroph über schwefelhaltige Lösungen. Es erhebt sich die Frage, existieren diese Organismen seit der Frühzeit der Erde oder handelt es sich – wie etwa der französische Wissenschafter Patrick Forterre annimmt – um eine viel spätere, sekundäre Anpassung?

Diese hyperthermophilen Archaea treten wie erwähnt durchwegs an der Basis des „Stammbaumes" auf, was bedeuten würde, dass es sich tatsächlich um Mikroorganismen handelt, die einst in der „Ur-Suppe" der Erde bei einer reduzierenden Atmosphäre existierten und aus denen letztlich die Bakterien und die Eukarya hervorgegangen sind. Sie sind, wie STETTER betont, Zeugen der Urzeit und damit durchaus als „lebende Fossilien" zu bezeichnen.

Neben diesen Hyperthermophilen zählen auch methanogene Archaea (z. B. *Methanococcus*, *Methanosarcina*, *Methanobacterium*) zu den ursprünglichsten heute lebenden Mikroorganismen (THAUER 2003). Das Endprodukt ihres Stoffwechsels ist Methan, das auch unter dem Namen Sumpf- oder Grubengas bekannt ist, ein brennbares Gas, das in der Atmosphäre treibhauswirksam ist. Heute leben sie als anaerobe Methanbildner im Faulschlamm ebenso wie im Pansen der Wiederkäuer. Wie THAUER (2003) betont, sind die meist riesigen Methanlagerstätten in der Tiefsee über viele Millionen Jahre durch den Stoffwechsel methanogener Archaea entstanden. Auch die Methanogenen werden als „lebende Fossilien" bezeichnet.

Massenentwicklungen von solchen Archaebakterien haben zu verschiedenen Zeiten (z. B. „black shales" der Kreidezeit mit dem sog. OAE [= „ocean anoxic event"], Schwarzschiefer, wie etwa die Posidonienschiefer des Lias) zur Entstehung von Ölschiefern geführt, die in Form von Chemofossilien (also nicht körperlich erhaltenen Resten) dokumentiert werden konnten.

Ob auch die Mitochondrien als Organellen in den Zellen der Eukaryota als „lebende Fossilien" zu bezeichnen sind, wird kontrovers diskutiert (HORN 2005). Es sind keine eigenständigen Organismen (mehr), sondern völlig von der Wirtszelle abhängig. Für die aus Cyanobakterien hervorgegangenen Chloroplasten als weitere Organellen gilt ähnliches. Nach KOWALLIK (1997) ist auf Grund molekularbiologischer Befunde bei der primären Endosymbiose keine mehrfache Entstehung als Endosymbionten anzunehmen.

Damit wollen wir uns den eigentlichen Bakterien (Eubacteria) zuwenden. Von ihnen sind, wenn meist auch nur indirekt, aus dem Präkambrium zahlreiche Reste in Form von sog. Stromatolithen überliefert. Es sind knollige oder lagenförmig im Millimeterbereich ausgebildete Kalkniederschläge, die durch die Tätigkeit von „Blau-(grün-)algen" (Cyanophyceae oder Cyanophyten), die verschiedentlich, entsprechend ihres erdgeschichtlichen Alters, auch als „Ur-Algen" bezeichnet werden, entstehen. Derartige Cyanophyten haben im Präkambrium den evolutionsbiologisch wichtigsten Schritt der Photosynthese vollzogen, indem sie mit Hilfe des Sonnenlichtes und von Chlorophyll (Blattgrün) einfache organische Stoffe unter Freisetzung von freien Sauerstoff produzierten, bei gleichzeitigem Abbau von CO_2. Erst dadurch entstand die Sauerstoffatmosphäre, welche die ursprüngliche reduzierende vor etwas mehr als drei Milliarden Jahren abzulösen begann. Der freie Sauerstoff wirkte ursprünglich als Gift für die damaligen Mikroorganismen und bedeutete für diese eine richtige Katastrophe. Zeugen für den nunmehrigen freien Sauerstoff sind die Itabirite oder „banded iron formation" (BIF = gebänderte-Eisenerze), die zeigen, dass im Ozean Eisenpartikelchen oxidiert und sedimentiert wurden. Für die Entstehung der Sauerstoff-Atmosphäre zeugen kontinentale Rotsedimente mit einem Alter von 2,6 bis 1,9 Milliarden Jahren.

Für die Entstehung älterer „gebänderter Eisenerze" (3, 8 bis 2,6 Milliarden Jahre) werden neuerdings anoxygene, phototrophe Bakterien in den einstigen Ozeanen verantwortlich gemacht (KAPPLE 2006). Sie wandeln zweiwertiges in dreiwertiges Eisen um. Gegenwärtig sind sie durch *Rhodobacter ferrooxidans* vertreten.

Die ältesten Stromatolithen sind etwa 3,5 Milliarden Jahre alt. Sie waren gegenüber großen Salzgehaltsschwankungen unempfindlich. Zu den bekanntesten



Abb. 8: Quartärzeitliche Stromatolithen aus der Gezeitenzone der Shark Bay in Westaustralien. Diese Kalkgebilde sind als Tätigkeit von „Blaugrünalgen" (Cyanophyten) im Meer entstanden. Fossile Gegenstücke sind bereits aus dem Präkambrium bekannt. Foto D. Meischner.

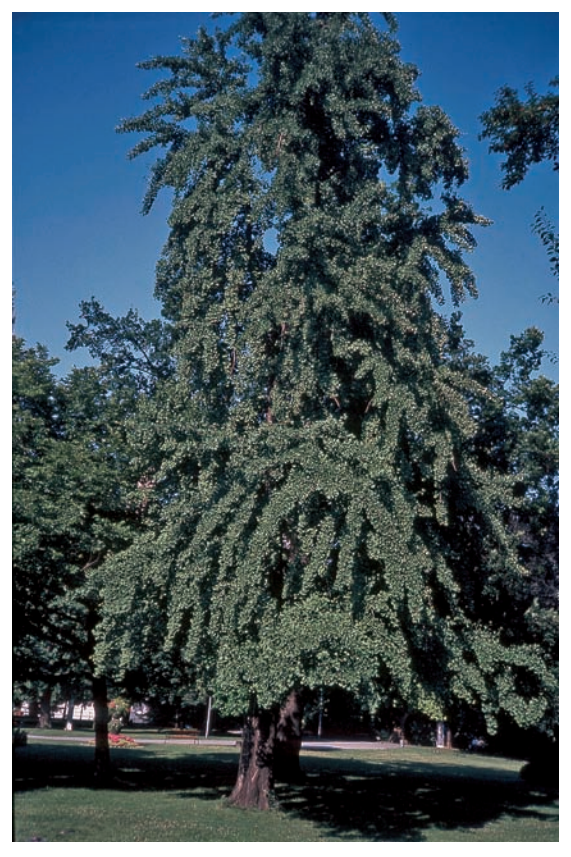


Abb. 9: Der ostasiatische Tempelbaum (*Ginkgo biloba*) als einziger rezenter Vertreter der Ginkgophyten – ein „lebendes Fossil". Foto E. Thenius.

fossilen Gattungen zählen *Cryptozoon*, *Collenia* und *Jacutophyton*. Die bekanntesten „rezenten" (= quartärzeitlichen) Stromatolithen sind jene aus der Gezeitenzone einer Lagune (Hamlin Pool, wo der Salzgehalt am höchsten ist) der Shark Bay in Westaustralien (Abb. 8). Bei den rezenten Stromatolithen sind hauptsächlich Arten der Gattung *Aphanocapsa*, *Oscillatoria*, *Rivularia* und *Schizothrix* am Aufbau beteiligt. Cyanobakterien spielen auch heute noch eine wichtige Rolle. So ist gegenwärtig etwa *Prochlorococcus marinus* der weitestverbreitete photosynthetische Organismus der Erde, der für 30 bis 80 % der O_2-Produktion im Meer verantwortlich ist, zu nennen (SCHMETTERER 2002).

„Lebende Fossilien" unter den Pflanzen (Plantae)

Das wohl bekannteste „lebende Fossil" unter den Pflanzen ist der ostasiatische Tempelbaum (*Ginkgo biloba*, Abb. 9). Es ist der einzige rezente Vertreter der Ginkgogewächse (Ginkgophyta), einer im Mesozoikum fast weltweit verbreiteten Pflanzengruppe innerhalb der sog. Nacktsamer („Gymnospermae").

Ginkgophyten sind seit der Permzeit mit dem „Ur-Ginkgo" *Sphenobaiera digitata* und mit (?) *Trichopitys* nachgewiesen. Sie sind damit älter als die Angiospermen (Bedecktsamer) als gegenwärtig dominierende Pflanzengruppe.

Ginkgo biloba ist zweifellos ein „lebendes Fossil", was durch die isolierte Stellung im System, durch die Beschränkung auf ein Reliktareal (zur Zeit seiner Entdekkung), die einst weltweite Verbreitung der Ginkgogewächse und durch altertümliche Merkmale (z. B. Beblätterung, Befruchtung durch Spermatozoide) bestätigt wird (Abb. 10).

Unter den übrigen Nacktsamern sind die Cycadeen als Cycadophyta, die Araucarien (Araucariaceen) und die Mammutbäume (Taxodiaceen) als altertümliche Elemente zu erwähnen, die ihre stammesgeschichtliche Blütezeit im Mesophytikum bzw. zur Tertiärzeit erlebten. Verglichen mit den Bedecktsamern (Angiospermae) sind es relativ artenarme, vielfach diskontinuierlich, al-

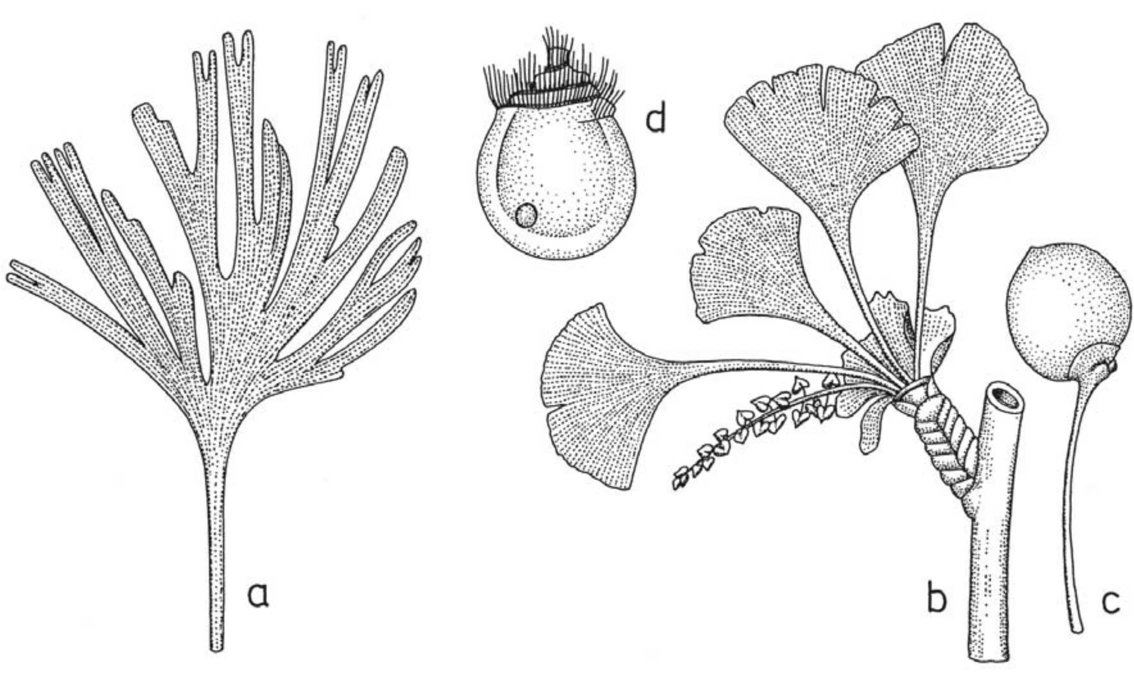


Abb. 10: a *Baiera muensteriana*, Blatt, (Jura), b *Ginkgo biloba*, rezent mit Kurztrieb und männlicher Blüte, c Samen, d Spermatozoid. Nach EHRENDORFER 1998, umgezeichnet.

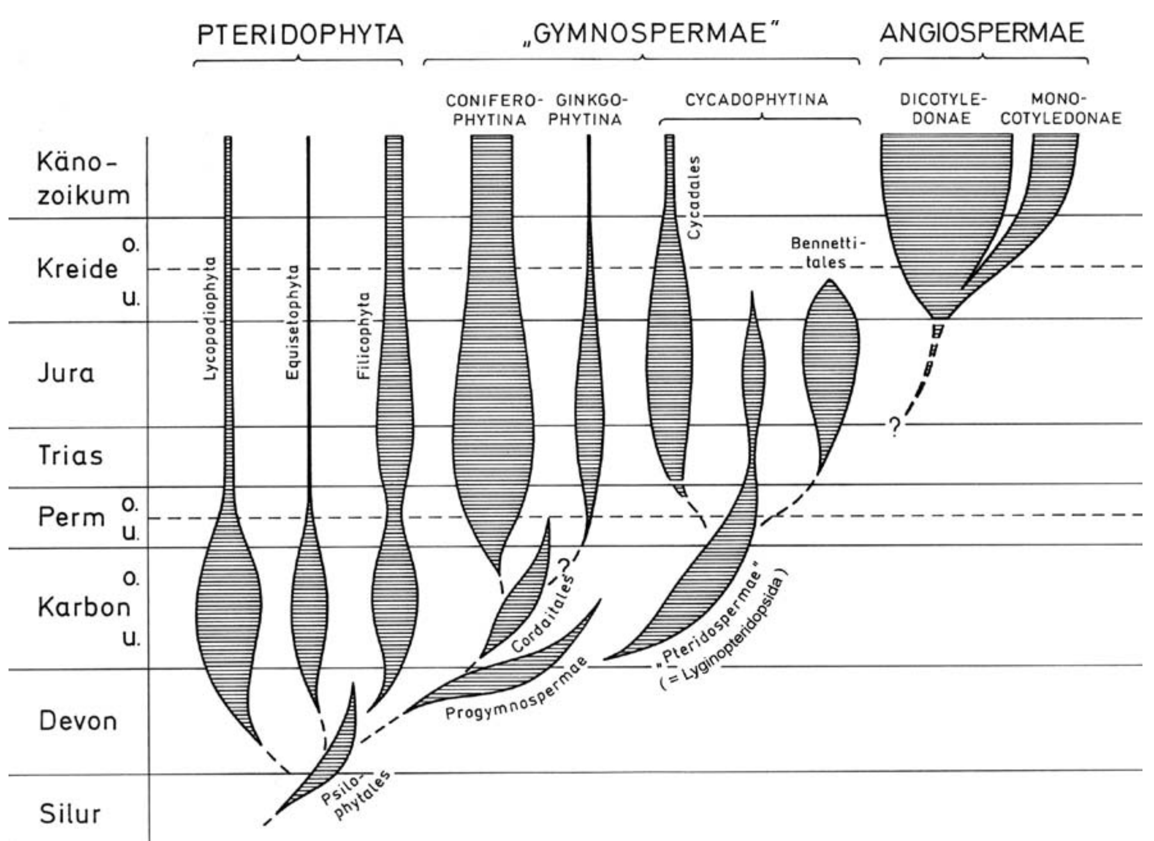


Abb. 11: Die Kormophyten (Sprosspflanzen), ihre zeitliche Verbreitung und die mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge. Die Psilophyten als älteste Landpflanzen und Wurzelgruppe der Gefäßsporenpflanzen (Pteridophyta), Nacktsamer („Gymnospermae") und der Bedecktsamer (Angiospermae). Nach THENIUS 2000, verändert.

so nicht zusammenhängend verbreitete Baumgewächse mit Tendenz zum Endemismus.

Die rezenten Palmfarne (Cycadales) mit Gattungen wie *Cycas*, *Zamia*, *Encephalarctos* und *Dioon*, um nur die bekanntesten von den 10 Gattungen zu nennen, sind die einzigen Überlebenden der in Mesophytikum formenreich verbreiteten Cycadophyta (Abb. 11). Die Bezeichnung Palmfarne ist irreführend, das es sich weder um Farne noch um Palmen, sondern um palmähnliche, jedoch nacktsamige Holzgewächse handelt. Der kräftige, meist unverzweigte Stamm trägt einen Schopf schraubig gestellter, gefiederter farnwedelartiger Blätter (Abb. 12). Die Cycadales selbst sind seit dem Perm bekannt. Unter den nur fossil nachgewiesenen Cycadophytina sind die sog. Bennettiteen oder Bennettitopsida des Mesophytikums besonders bemerkenswert, da sie erstmals echte, vermutlich von Insekten bestäubte Zwitterblüten hervorgebracht haben.

Beide Gruppen (Palmfarne und Bennettiteen) werden auf sog. Farnsamer („Pteridospermae" oder Lyginopteridopsida) des Jung-Paläozoikum zurückgeführt. Diese Farnsamer besitzen noch keine Blüten. Sie starben in der älteren Kreidezeit aus.

Die gegenwärtig mit über 30 Arten bei drei Gattungen (*Araucaria*, *Agathis* und *Wollemia*) auf der Südhemisphäre lebenden Araucarien sind in Südamerika (*Araucaria araucana*, *A. angustifolia*), Australien, Neuguinea, Neukaledonien, Norfolk-Insel und Neuseeland heimisch (Abb. 13). Besonders Bemerkenswert ist ihre Artenfülle auf Neukaledonien mit 13 Araucaria- und mehreren Agathis-Arten (SCHNECKENBERGER 1991).

Fossil waren Araukarien auch auf der Nordhemisphäre verbreitet. Allerdings sind nicht alle als *Araucarioxylon* bezeichneten fossilen (Kiesel-) Hölzer tatsächlich auf Araukarien zu beziehen. Sie besitzen zwar die „araucarioide" Tüpfelung des Holzes, was aber lediglich ein altertümliches Merkmal bei ursprünglichen Nadelbäumen bedeutet.



Abb. 12: *Cycas revoluta*, ein typischer Vertreter der Palmfarne (Cycadales), von den Ryukyu-Inseln, Japan. Foto G. Grabherr.

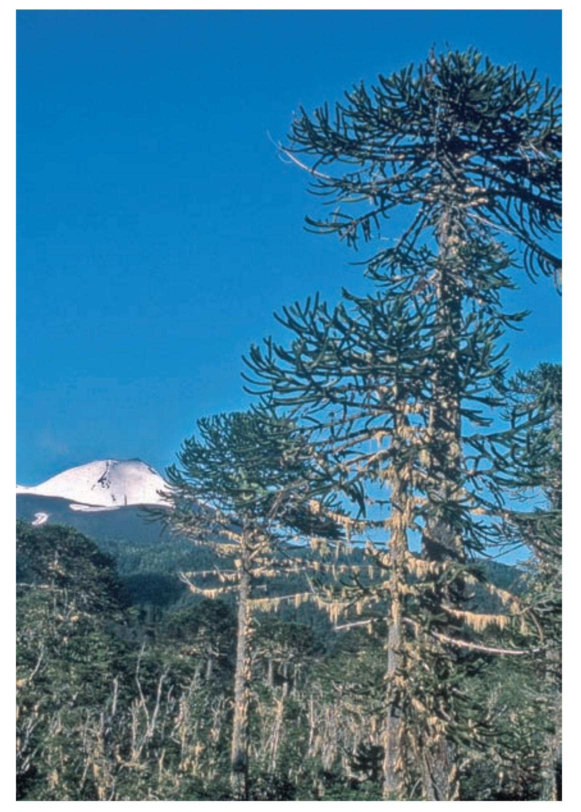


Abb. 13: *Araucaria araucana* als Angehörige der Araukarien aus Chile. Foto G. Grabherr.

Die Taxodiaceen zählen mit den Mammutbäumen (*Sequoiadendron*, *Sequoia* und *Metasequoia*) und Sumpfzypressen (*Taxodium* und *Glyptostrobus*) zu den häufigsten und bekanntesten Elementen der tertiärzeitlichen Braunkohlenflora der Nordhemisphäre. Ihre lebenden Verwandten sind auf Reliktareale in China (*Metasequoia* und *Glyptostrobus*) und Nordamerika (*Sequoiadendron giganteum*, der Mammutbaum und *Sequoia sempervirens*, das „Redwood" in Kalifornien sowie die Sumpfzypresse *Taxodium distichum* in den südöstlichen USA) beschränkt (Abb. 14). *Metasequoia* ist nach molekularbiologischen Befunden als „sister taxon" von *Sequoia* und *Sequoiadendron* anzusehen (LePage et al. 2005).



Abb. 14: Mammutbaum (*Sequoiadendron giganteum*) aus Kalifornien. Foto G. Grabherr.

Taxodiaceen sind seit dem Jura bekannt (z. B. *Elatides*). Aus der Kreidezeit sind neben *Geinitzia* auch *Sequoia* und *Metasequoia* nachgewiesen. Die rezenten Taxodiaceen können mit ihren wenigen Arten durchaus als „lebende Fossilien" gelten. Einzelne Mammutbäume erreichen ein Lebensalter von mehreren tausend Jahren.

Die Farne (Filicophyta) als Gefäßsporenpflanzen (Pteridophyta) zählen zu den erdgeschichtlich ältesten Landpflanzen. Sie erscheinen mit den sog. „Ur-Farnen" (Psilophyten) erstmalig im Ober-Silur (z. B. *Cooksonia*). Aus der Devon-Zeit sind zahlreiche Gattungen (z. B. *Rhynia*, *Psilophyton*, *Zosterophyllum* und *Horneophyton*) beschrieben worden. Sie besitzen keine echten Blätter, primitive Leitbündel und einfache Spaltöffnungen an der Kutikula der Sprosse, wie durch verkieselte Funde aus dem Devon-Moor von Rhynie in Schottland dokumentiert wird. Es sind nach ihrer Organisation (Stützgewebe, Leitbündel, Spaltöffnungen) echte Landpflanzen, auch wenn manche von ihnen zumindest zeitweise noch Wasserbewohner waren.

Aus den (Sub-)Tropen der Neuen und Alten Welt ist eine artenarme Gruppe von Pflanzen mit zwei Gattungen (*Psilotum* und *Tmesipteris*) bekannt, die äußerlich den Psilophyten ähneln und daher auch als Nacktfarne (Psilotales oder Psilopsida = Gabelfarne oder „Spaltbärlappe") bezeichnet werden. Es sind wurzellose (die unterirdischen Sprossteile sind als Rhizome oder Rhizoide ausgebildet), dichotom verzweigte krautige Pflanzen mit kleinen Schuppen (Mikrophylle) als Blätter. Fossilfunde von diesen Nacktfarnen fehlen. Sie stehen im System isoliert und dürften nach ihren morphologischen und anatomischen Merkmalen und ihrer Lebensweise als meist epiphytische Pflanzen eher als stark abgeleitete Reduktionsformen, denn als überlebende „Ur-Farne" bzw. Bärlappgewächse zu bezeichnen sein. Es wären demnach keine „lebenden Fossilien", auch wenn sie nach molekularbiologischen Befunden (mit DNA) doch eher als basale „Pteridophyten" anzusehen wären (Knoop 2005).

Als solche sind wohl altertümliche Farne zu bezeichnen, deren Verwandte bereits im Paläo- und Mesozoikum existierten. Die Farne selbst als Vertreter der Filicopsida oder Pteridopsida, besitzen große Wedel (Makrophylle) mit den meist auf der Blattunterseite befindlichen Sporangien. Unter den heute lebenden Formen

werden die als ursprünglicher geltenden eusporangiaten Farne mit einer mehrschichtigen Sporenbehälterwand und die leptosporangiaten Arten (mit nur einer Zellschicht) unterschieden.

Unter den ersteren sind vor allem die Marattiales zu erwähnen, die meist großwüchsige, baumförmige Arten hervorgebracht haben, deren Wedel eine Länge bis zu sechs Meter erreichen können. Die Marattiaceen sind eine alte Farngruppe, die im Ober-Karbon und zur Permzeit einen großen Formen- und Artenreichtum hervorgebracht hatten (z. B. *Megaphyton* und *Caulopteris* als Baumfarne, *Pecopteris* und *Asterotheca* als Formgattungen für Blattwedel; fossile Stammreste sind unter dem Sammelnamen *Psaronius* [= „Starsteine"] bekannt). Nach einem Massenaussterben am Ende der Permzeit kam es zu einer neuerlichen stammesgeschichtlichen Blütezeit, die von der Ober-Trias bis zur älteren Kreidezeit andauerte. Seither ist ein starker Rückgang festzustellen.

Von den wenigen rezenten Gattungen zählen *Angiopteris*, *Marattia* und *Danaea* zu den wichtigsten (Abb. 15). Diese Gattungen sind allerdings mit etwas über 200 Arten auf den Tropengürtel der Neuen (*Danaea*) und der Alten Welt (*Angiopteris* und *Marattia* in der Paläotropis, Madagaskar, NE-Australien und Polynesien) beschränkt. Im Mesozoikum waren sie auch auf der Nordhemisphäre (z. B. *Marattiopsis*, *Danaeopsis*) und in Südamerika (*Nathorstia*) verbreitet.

Unter den formen- und artenreich weltweit verbreiteten leptosporangiaten Formen sind zwar auch richtige Baumfarne (z. B. *Cyathea*) in den Tropen und Subtropen heimisch, doch sind dies keine Reliktformen. Als solche gelten hingegen die Gattungen *Matonia* (Matoniaceen) und *Dipteris* (Polypodiaceen) mit nur wenigen Arten, die auf Schrumpf- oder Relikatareale in Südostasien (einschließlich Neukaledonien) verbreitet sind (Abb. 16). Sie unterscheiden sich kaum von ihren in Mesophytikum weltweit vorkommenden Verwandten (z. B. *Phlebopteris* bzw. *Thaumatopteris* und *Hausmannia*). Für die erst in jüngerer Zeit in Neuguinea entdeckte Art *Dipteris novoguineensis* wird sogar diskutiert, ob sie nicht zur Gattung *Hausmannia* zu stellen sei (FUKAREK 1992: 198). Sie wäre gleichfalls ein richtiges „lebendes Fossil".

Die Bedecktsamer (Angiospermae = Magnoliophytina) zählen – entsprechend ihrer Fortpflanzungsbiologie – zu den höchstentwickelten Pflanzen. Dadurch erhebt sich die Frage, gibt es überhaupt „lebende Fossilien" unter den rezenten Vertretern? Als urspüngliche Angiospermen gelten die Magnolienartigen oder „Alt-Angiospermen" (Magnoliales) unter den zweikeimblättrigen Bedecktsamern (Dicotyledonae= Magnoliopsida). Daneben gibt es etliche andere Arten die durch altertümliche Merkmale, wie etwa das Fehlen echter Tra-

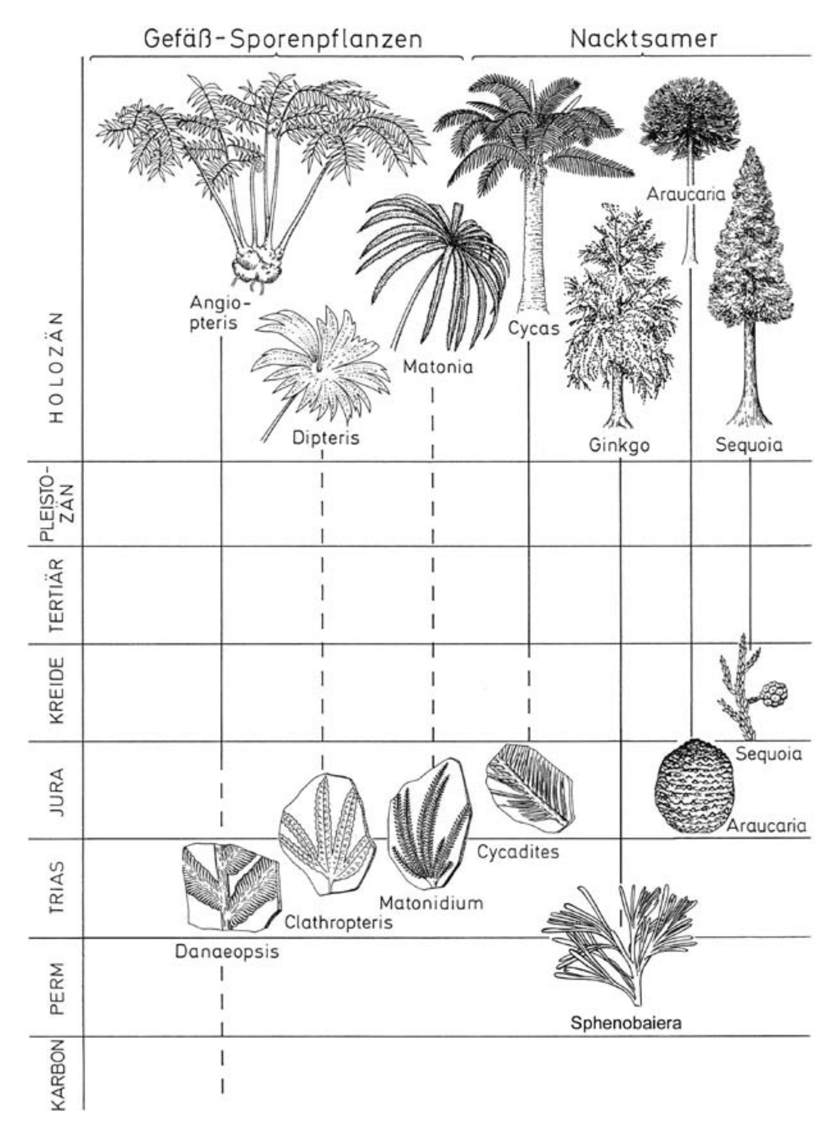


Abb. 15: „Lebende Fossilien" unter den Kormophyten (Gefäßsporenpflanzen und Nacktsamer). Nach THENIUS 2000, verändert.



Abb. 16: *Dipteris conjugata* als altertümlicher rezenter Vertreter der Tüpfelfarnartigen (Polypodiales) aus Neukaledonien. Foto F. Ehrendorfer.



Abb. 17: Das Perlboot (*Nautilus macromphalus*) aus dem SW-Pazifik bei Neukaledonien. Aquarium von Nouméa. Foto F. Starmühlner (†).

cheen im Sekundärholz (= Xylem; es sind lediglich Tracheiden wie bei den Nacktsamern vorhanden) gekennzeichnet sind. Es sind einerseits Vertreter der Winteraceen (z. B. *Drimys*), andererseits der monotypischen Familie der Amborellaceen (mit *Amborella trichopoda* von Neukaledonien) sowie die für Nordostaustralien endemische Gattung *Austrobaileya* (Austrobaileyaceae). Es sind endemische Holzgewächse, von denen die Winteraceen in subtropischen und tropischen Gebieten von Mexiko bis Patagonien, Südostasien bis Australien, Neuseeland und Madagaskar (*Takhtajania*) sowie Polynesien vorkommen.

In jüngster Zeit wird besonders *Amborella trichopoda*, ein Strauch aus Neukaledonien, auf Grund molekularbiologischer Befunde als ursprünglichster Vertreter der Angiospermen bzw. als Schwestertaxon der übrigen rezenten Bedecktsamer angesehen (Kull 2000, Hesse 2001, Borsch & al. 2005). Damit ist abermals die Insel Neukaledonien erwähnt, die neben Neuseeland von manchen Biologen als Insel der „lebenden Fossilien" bezeichnet wird (Fukarek & al. 1992). Weltweit besitzt die Insel die größte Diversität an Gymnospermen (15 Gattungen mit 44 Arten davon 43 endemisch) (Schneckenberger 1991).

„Lebende Fossilien" unter den Tieren (Animalia)

Unter den tierischen Organismen wurden traditionsgemäß die „Wirbellosen" (Evertebrata), eine paraphyletische taxonomische Einheit, und die Wirbeltiere (Vertebrata) unterschieden. In diesem Rahmen kann jeweils nur eine Auswahl dargestellt werden.

Ähnlich wie bei den Pflanzen gelten etliche Arten als klassische „lebende Fossilien": Das Perlboot (*Nautilus pompilius*) als Angehöriger der Kopffüßer (Cephalopoda) unter den Weichtieren (Mollusca), die „Zungenmuschel" (*Lingula anatina = inunguis*) als Vertreter der Armfüßer (Brachiopoda), der Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*) und die „Urzeit-Krebse" wie etwa *Triops cancriformis* als Angehörige der Gliederfüßer (Arthropoda), aber auch die Stromatoporoidea als Schwämme (Porifera) unter den „Wirbellosen", der Quastenflosser *Latimeria chalumnae* als Vertreter der Hohlstachler (Coelacanthida = Actinista) unter den Fleischflossern (Sarcopterygii), der Schlammfisch (*Amia calva*) und die Flösselhechte (*Lepisosteus*) als solche der Actinopterygii (Strahlenflosser). Weiters sind zu erwähnen die Riesensalamander (z. B. *Andrias japonicus*) und der „Ur-Frosch" (*Leiopelma hochstetteri*) als Angehörige der Lurche (Amphibia), die Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) und das Neukaledonienkrokodil (*Mekosuchus inexpectatus*) als solche der Kriechtiere (Reptilia). Dazu kommen als „lebende Fossilien" unter den Säugetieren die Beutelratten mit *Didelphis virginiana* und *Dromiciops gliroides* (= *australis*), Spitzmausopossums (z. B. *Caenolestes fuliginosus*) und das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) als Angehörige der Beuteltiere (Marsupialia), Rattenigel (*Echinosorex gymnura*) als urümlicher Igel unter den Insektenfressern, das Katzenfrett (*Bassariscus astutus*) als ursprüngliches Raubtier (Carnivora), Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*) und Muntjaks (*Muntiacus muntjak*) als altertümliche Paarhufer (Artiodactyla), Tapire (z. B. *Tapirus indicus*) und das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) als primitive Unpaarzeher (Perisodactyla).

Zunächst aber zu den bekanntesten Vertretern der Perlboote (Nautilidae), nämlich zu *Nautilus pompilius* und *N. macromphalus* (Abb. 17) als Angehörige der Kopffüßer (Cephalopoda), die gegenwärtig artenreich durch die Tintenfische mit den Kalmaren, Sepien und den Kraken vertreten sind. Die Perlboote besitzen als einzige rezente Kopffüßer ein planspiral aufgerolltes, gekammertes Außenskelett, wie es in ähnlicher Weise für die ausgestorbenen Ammoniten (Ammonoidea) des Paläo- und Mesozoikums kennzeichnend ist. Unterschiede im Bau des planspiralen Gehäuses betreffen vor allem die Scheidewände (Septen) zwischen den Gaskammern. Diese und andere Merkmale (Lage des Sipho) zeigen, dass es sich um zwei getrennte Gruppen unter den Kopffüßern handelt, von denen die Ammonoidea den Tintenfischen als sog. Neocephalopoda näherstehen als den Perlbooten (Palcephalopoda; Abb. 18). Diese zeigen etliche altertümliche Merkmale, wie Lochkameraaugen, Trichter kein Rohr, einfaches Blutgefäßsystem und vier Kiemen.

Während die Ammoniten am Ende der Kreidezeit völlig ausstarben, überlebten die Nautiliden die Kreide-Tertiärgrenze bis zur Gegenwart. Heute sind sie mit einigen wenigen Arten (von denen zwei, wie etwa „*N.*„ *scrobiculatus* in jüngster Zeit als Angehörige einer eigenen Gattung *Allonautilus* von *Nautilus* abgetrennt werden; WARD & SAUNDERS 1997) im westlichen Pazifik von Südjapan über die Philippinen, Neuguinea und Neukaledonien (*N. macromphalus*) bis zu den Fidschi-Inseln sowie bis zur tropischen Küste Australiens verbreitet.

Die Perlboote leben nach SAUNDERS & LANDMANN (1987) in einer Meerestiefe von 50 bis 500 Metern (häufig zwischen 300 und 400m). Sie können bis zu einer Tiefe von 700 Metern tauchen und unternehmen dank des über den sog. Sipho steuerbaren Drucks in den Gaskammern vertikale nächtliche Wanderungen bis knapp unter die Meeresoberfläche.

Nautiloidea sind seit dem Ober-Kambrium nachgewiesen. Ihre größte Arten und Formenfülle sowie die weltweite Verbreitung erreichten sie im Altpaläozoikum. Der Nautilus-Typ existierte bereits im jüngeren Erdaltertum. Das heutige Verbreitungsgebiet ist ein Schrumpfareal. Nautiliden waren noch im Jungtertiär auch in Europa heimisch.

Die rezenten Perlboote produzieren jährlich nur einige wenige, sehr große dotterreiche Eier (K-Strategie), die benthonisch im tieferen Wasser leben. Bei den Ammoniten hingegen waren es massenhaft winzige Eier (r-Strategie) aus denen sich planktonische Schlüpflinge (Ammonitellen) entwickelten. Das Massensterben am Ende der Kreidezeit betraf hauptsächlich Planktonorganismen unter den Meerestieren und damit letztlich die Ammoniten, während die Perlboote dank ihrer Fortpflanzungsstrategie überlebten.

Unter den Armfüßern (Brachiopoda), die durch ihr zweiklappiges Gehäuse mit Rücken- und Bauchschild äußerlich an Muscheln (Bivalvia) erinnern, zählen die „Zungenmuscheln" (Lingulidae) mit *Lingula anatina* zu den ursprünglichsten Vertretern (Abb. 19). Diese leben im Gegensatz zu den übrigen rezenten Armfüßern nicht in der Tiefsee, sondern in küstennahen Flachmeeren des Indopazifik im sandigen Schlamm, in den sie sich mittels eines kontrahierbaren Stieles, der zwischen den beiden Schilden austritt, in einer selbstgegrabenen senkrechten „Röhre" bewegen können. Es sind Nahrungsstrudler mit Tentakeln an den Armen (Lophophore).

Brachiopoden sind seit dem ältesten Erdaltertum (Kambrium) bekannt. Eindeutig der Gattung *Lingula* zuzuordnende Schalen sind bereits aus dem Silur, also vor mehr als 400 Millionen Jahren, nachgewiesen, weshalb *Lingula* auch als älteste Gattung unter den Tieren gilt,

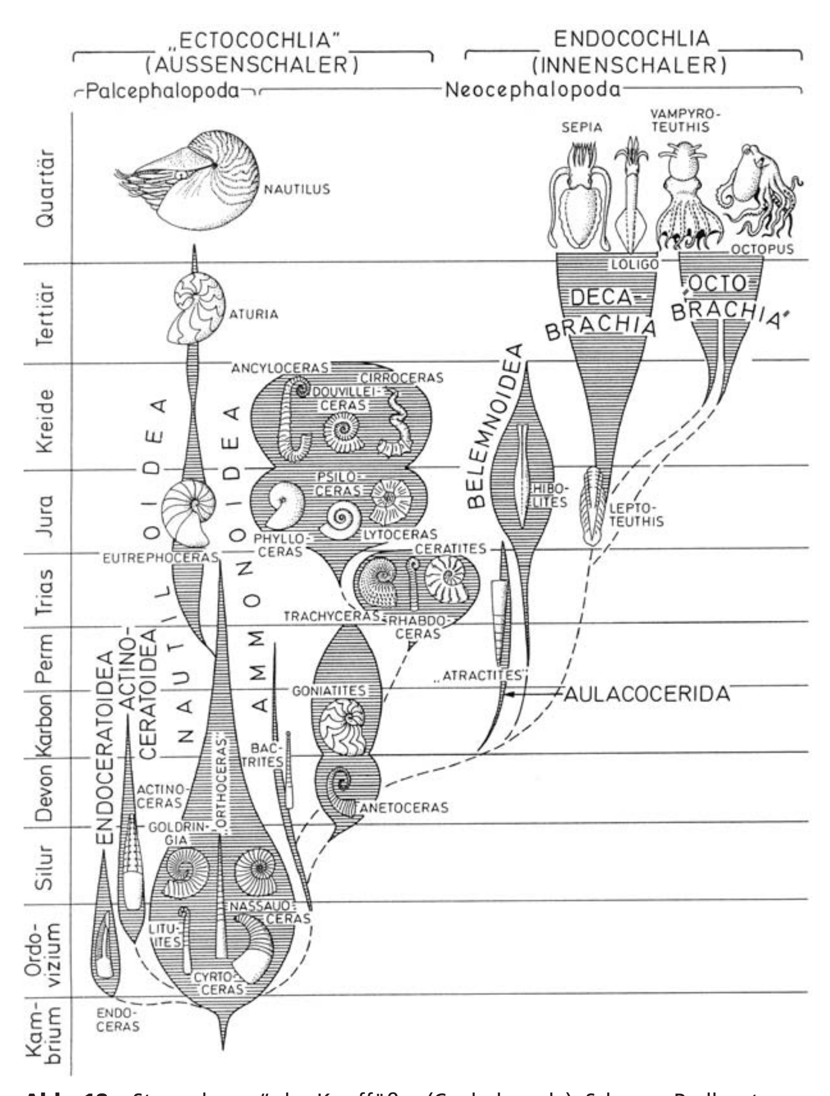


Abb. 18: „Stammbaum" der Kopffüßer (Cephalopoda). Schema. Perlboote (Nautiloidea) als einzige Überlebende der „Ectocochlia" bzw. Palcephalopoda. Die ausgestorbenen Ammonoidea stehen den Endocochlia näher und werden mit diesen als Neocephalopoda zusammengefasst. Nach THENIUS 2000.

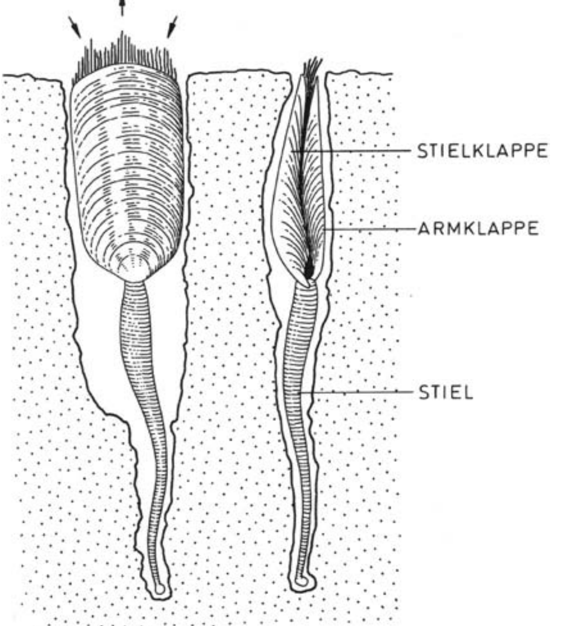


Abb. 19: Die „Zungenmuschel" (*Lingula anatina*) in Lebensstellung im Lockersubstrat mit kontrahierbarem Stiel. Pfeile = Wasserstrom. Nach THENIUS 2000.

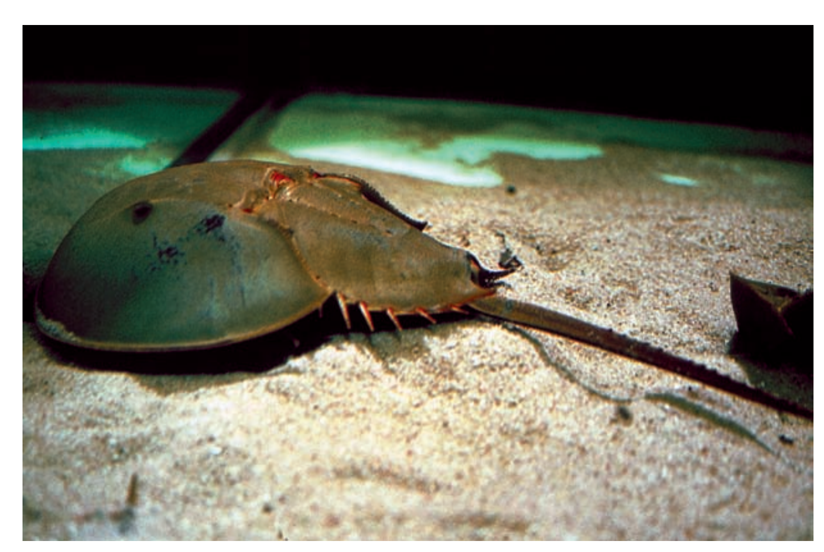


Abb. 20: Der Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*) von der Atlantikküste Nordamerikas als rezenter Vertreter der Xiphosura. Aquarium des Jura-Museums Eichstätt. Foto P. Völkl, Jura-Museum Eichstätt.



Abb. 21: Der „Ur-Zeit-Krebs" *Triops cancriformis* als Angehöriger der Rückenschaler (Notostraca) unter den Crustacea. Foto W. Hödl.

eine Feststellung, die bereits Charles Darwin 1859 machte. *Lingula anatina* ist ein typischer Flachwasserbewohner, der im Gezeitenbereich bis etwa 40m Tiefe lebt und gegenüber Salzgehaltsschwankungen sehr tolerant ist. Dies dürfte entscheidend zum Überleben begetragen haben. Die übrigen rezenten Armfüßer sind durchwegs „echte"Meeresbewohner, die in Meeren mit normalem Salzbehalt vorkommen. Mit etwas über 300 Arten bei bis zu 30.000 fossilen Arten, spielen die Brachiopoden heute keine wichtige Rolle mehr gegenüber den seit dem Ende des Paläozoikum immer häufiger werdenden Muscheln.

Als „lebende Fossilien" unter den Schwämmen (Porifera) seien hier nur die erst 1970 von den Meeresbiologen W. D. Hartmann & Th. F. Goreau in „Riff"-Höhlen von Jamaika in 70m Tiefe entdeckten Stromatoporen (*Ceratoporella nicholsoni*) erwähnt. Mit diesen und anderen Arten (z. B. *Astrosclera willeyana*) ist rezent nicht nur eine seit mehr als 60 Millionen Jahren ausgestorben gewähnte Tiergruppe lebend nachgewiesen, sondern auch der Nachweis gelungen, dass diese Stromatoporen keine Hydrozoa, sondern Angehörige der Porifera sind.

Mit dem Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*; Abb. 20) ist ein Vertreter der artenreichsten Gruppe unter den „Wirbellosen"genannt, der zweifellos die Bezeichnung „lebendes Fossil" verdient. Wie der Name „horseshoe crabs" (Hufeisenkrabben) bzw. Pfeilschwanzkrebse zeigt, wurden die Schwertschwänze (Xiphosura) ursprünglich als Angehörige der Krebse (Crustacea) angesehen. Einzelne „Schlüsselmerkmale", wie etwa die sog. Cheliceren („Scherenbeine") zeigten jedoch, dass es keine Krebstiere, sondern Gliederfüßer aus der Verwandtschaft der Spinnenartigen i.w.S. (Chelicerata) sind. *Limulus polyphemus* ist die bekannteste rezente Art, die von der Atlantikküste Nordamerikas, von der Fundy-Bay im Norden bis in den Golf von Mexiko (Halbinsel Yucatan) vorkommt. Diese Art tritt zu bestimmten Jahreszeiten massenhaft im Flachwasser der Delaware- und der Chesapeake-Bay der USA auf und ist gegenüber Salzgehaltsschwankungen unempfindlich. Die übrigen rezenten Schwertschwänze leben einerseits im Golf von Bengalen bis zu den Philippinen (*Carcinoscorpius rotundi*), andererseits an den Küsten von China, Südjapan und Neuguinea (*Tachypleus tridentatus* und *T. gigas*). D.h., die Schwertschwänze (Limulida) sind gegenwärtig disjunkt verbreitet, sie haben somit kein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet.

Fossile Xiphosuren sind seit dem Ordovizium (*Lemoineites*) bekannt (ANDERSEN & SELDEN 1997). Die Zugehörigkeit von *Paleomerus* und *Eolimulus* aus dem Kambrium zu den Xiphosuren ist fraglich.

Schwertschwänze waren im Paläozoikum artenreich in den Wattmeeren verbreitet und dokumentieren zugleich, dass die Cheliceraten ursprünglich Meeresbewohner waren, was auch durch die Asselspinnen (Pycnogonida) als Schwestertaxon bestätigt wird. Etliche Xiphosuren sind aus Süßwasserablagerungen bekannt und einige von ihnen (*Euproops*) haben im Jungpaläozoikum das Festland besiedelt. In der Permzeit entsteht die kennzeichnende Dreigliederung des Panzers in Kopf- und Rumpfschild sowie Telson (Schwanzstachel) durch teilweise Verschmelzung ursprünglich beweglich miteinander verbundene Körpersegmente. Es ist der sog. Limulus-Typ, der erstmals durch *Paleolimulus* zur ältesten Permzeit vor mehr als 250 Millionen Jahren belegt ist. Seit dieser Zeit hat sich das Aussehen der Schwert-

schwänze nicht grundsätzlich verändert (z. B. *Psammolimulus* – Trias, *Mesolimulus* – Jura). Das heutige Verbreitungsgebiet der Schwertschwänze ist demnach ein typisches Schrumpfareal.

Die meist als „Urzeit-Krebse" bezeichneten Rückenschaler (Notostraca) unter den Krebstieren (z. B. *Triops cancriformis*) zählen gleichfalls zu jenen Organismen, die sich im Aussehen seit Jahrmillionen kaum verändert haben (HÖDL & al. 1996) (Abb. 21). So wurden die aus der Ober-Trias (Keuper) Deutschlands bekannt gewordenen Triops-Formen sogar als Unterart der heutigen Spezies, nämlich als *Triops cancriformis minor*, beschrieben. Die Richtigkeit dieser taxonomischen Bewertung vorausgesetzt, würde bedeuten, dass ein „lebendes Fossil" als Art bereits seit mehr als 200 Millionen Jahren existiert (vgl. KELBER 1999).

Diese Kleinkrebse haben eine eigene Fortpflanzungsstrategie zum Überleben entwickelt, indem sie nach Regenfällen in ephemeren Gewässern aus sog. „Dauereiern" entstehen und sich bereits in wenigen Tagen fortpflanzen. Die neuerlich produzierten Dauerstadien können extrem lange Trockenzeiten überdauern. Die Gattung *Triops* ist gegenwärtig weltweit verbreitet. Demgegenüber sind die Kamelhalsfliegen (Raphidioptera) als Angehörige der Netzflügler (Neuropteroidea) unter den Insekten gegenwärtig auf die Nordhemisphre beschränkt. Es sind Angehörige einer Insektengruppe, die im Mesozoikum auch durch tropische Vertreter auf der Südhemisphäre artenreich vertreten war. Die Kreide-Tertiärgrenze haben nach H. & U. ASPÖCK (2007) nur Arten der gemäßigten Zone überlebt. Wie die Abb. 21a zeigt, sind Formen aus dem Mesozoikum praktisch kaum von rezenten Arten zu unterscheiden, weshalb letztere durchaus als „lebende Fossilien" bezeichnet werden können.

Nun zurück zu den Wirbeltieren. Vom australischen Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) als Angehöriger der Knochenfische (Osteichthyes) war bereits die Rede. Mit *Latimeria chalumnae* ist vermutlich das bekannteste „lebende Fossil" aus dem Tierreich genannt (Abb. 22). Die Entdeckungsgeschichte dieses Knochenfisches kann hier aus Platzgründen nicht geschildert werden (vgl. THENIUS 2000). Bis zum Jahr 1938, als die *Latimeria chalumnae* entdeckt wurde, waren Quastenflosser aus der Gruppe der Hohlstachler (Actinistia) nur fossil bekannt. Die jüngsten Actinistia sind aus der jüngeren Kreidezeit nachgewiesen und sie galten mangels Funde aus der Erdneuzeit als vor mehr als 65 Millionen Jahren ausgestorben. Die Entdeckung eines rezenten Quastenflossers bedeutete daher eine wissenschaftliche Sensation ersten Ranges. Dazu kam noch die – sich allerdings nicht bestätigte – Vermutung, in einem derartigen Quastenflosser einen rezenten Vertreter jener Fischgruppe entdeckt zu haben, aus der einst – zur mittleren oder



Abb. 21a: Oben: Raphidioptere aus dem Ober-Jura von Liaoning (China). (Foto H. Aspöck). Unten: *Dichrostigma flavipes* aus Dürnstein (Niederösterreich) bei der Eiablage (Foto H. Rausch).



Abb. 22: *Latimeria chalumnae* als rezenter Vertreter der Hohlstachler (Coelacanthida) aus 200m Tiefe am Abhang von Grande Comore (Komoren). Aufgenommen vom Tauchboot Geo vom Tauchteam Hans Fricke. Beachte paarige Quastenflosser. Foto J. Schauer.

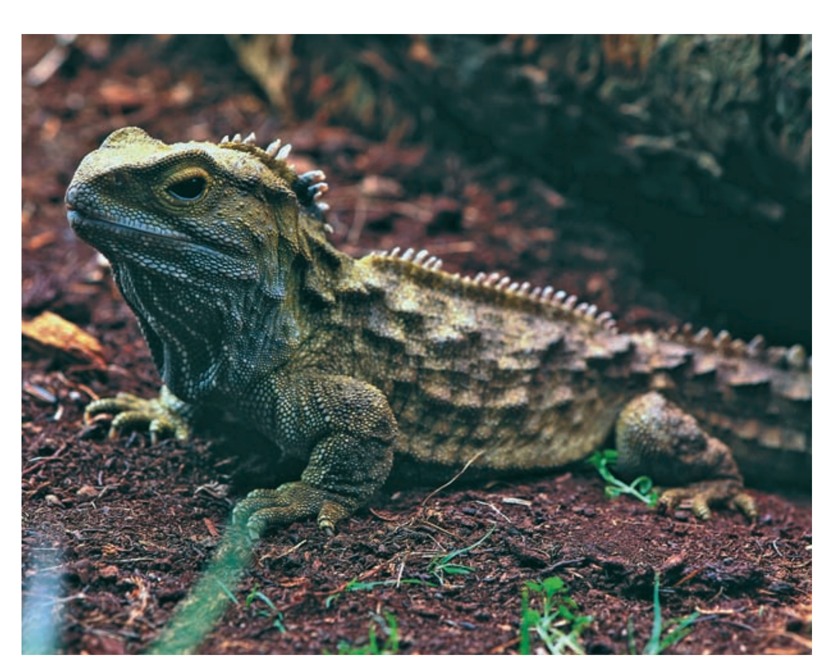


Abb. 23: *Sphenodon punctatus*, die neuseeländische Brückenechse oder Tuatara als Überlebende der Sphenodontia. Foto H. Reinhard, OKAPIA Frankfurt/M.

jüngeren Devonzeit – die Landwirbeltiere (Tetrapoda) hervorgegangen sind. Wie wir heute wissen, ist die Stammform der Tetrapoden nicht unter den Hohlstachlern, sondern unter einer anderen Gruppe von Quastenflossern, nämlich den Rhipidistia (i.w.S.) zu suchen, die bereits im Jungpaläozoikum ausgestorben sind.

Hohlstachler sind – wie FOREY (1998) gezeigt hat – vom Devon bis zur Kreidezeit aus marinen und vorübergehend auch aus Süßwasserablagerungen nachgewiesen. Der Latimeria-Typ erscheint bereits zur Permzeit mit der Gattung *Coelacanthus*. Eine Situation, wie wir sie bereits bei *Neoceratodus forsteri* und *Uronemus* in ähnlicher Weise kennengelernt haben. Hohlstachler zählen wie die Lungenfische zu den erdgeschichtlich ältesten Knochenfischen (s. Abb. 3). Zur Jura- und Kreidezeit nahm die Artenfülle stetig ab, was mit der Entstehung der echten Knochenfische (Teleostei) zur jüngsten Triaszeit als Konkurrenz in Zusammenhang stehen dürfte. *Holophagus* (= „*Undina*„) zur Jura- und *Macropoma* zur Kreidezeit zählen als Flachmeerbewohner zu den bekanntesten Hohlstachlern.

Latimeria chalumnae ist kein Flachmeerbewohner, sondern lebt in Höhlen in den Abhängen der vulkanischen Inseln der Komoren in einer Tiefe von 120 bis 200 Metern, wie FRICKE vom Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung durch Tauchboote nachweisen konnte (FRICKE 1988). In den letzten Jahren wurde ein weiterer rezenter Hohlstachler in Indonesien (von der Insel Manado Tua vor Sulawesi) entdeckt. Nach molekularbiologischen Befunden handelt es sich um eine eigene Art (*Latimeria menadoensis*) (vgl. WEINBERG 1999). Der Nachweis von lebenden Quastenflossern in Indonesien ist deswegen bemerkenswert, weil es sich hier um das eigentliche Reliktareal der heute lebenden Quastenflosser handeln dürfte. Durch Meeresströmungen wurden die Hohlstachler vor etlichen Jahrtausenden zu den Komoren „verdriftet".

Unter den Tetrapoden galt die Brückenechse Neuseelands (*Sphenodon punctatus*) als das klassische „lebende Fossil" unter den Reptilien schlechthin (Abb. 23). Sie wurde ursprünglich – entsprechend ihres Aussehens – als Agame und damit als Angehörige der Eidechsen (Lacertilia) angesehen. Anatomische Befunde zeigten jedoch, dass die Brückenechse im Bau des Schädels durch den Besitz eines unteren knöchernen Schläfenbogens völlig von dem der Eidechsen abweicht. Bis vor wenigen Jahren wurde *Sphenodon* als Angehörige der Schnabelköpfe (Rhynchocephalia) angesehen, die durch Fossilfunde nur aus der Triaszeit bekannt geworden sind. Untersuchungen durch den US-Paläontologen CARROLL (1985) ergaben jedoch, dass die Brückenechse kein Angehöriger der Rhynchocephalia ist, sondern einer eigenen taxonomischen Kategorie, nämlich den Keilzähnern (Sphenodontia) zuzuordnen ist, einer im Mesozoikum formenreich verbreiteten Reptilgruppe, von denen sich die Sphenodontinae seither kaum verändert haben. Gegenwärtig ist die Brückenechse auf einige Inseln vor der Nordküste Neuseelands beschränkt. Es ist auch, wenn man die einstige Verbreitung in Neuseeland selbst berücksichtigt, ein typisches Reliktareal. Neueste molekularbiologische Befunde haben gezeigt, dass noch eine weitere Art, nämlich *Sphenodon guentheri*, zu unterscheiden ist.

Sphenodon punctatus bezitzt ein Scheitelauge (Parietalorgan) mit Spuren von Netzhaut und Linse, was zweifellos ein altertümliches Merkmal ist, was auch für die Zahnreihen am Gaumen gilt. Ein Tympanicum (Deckknochen im Ohrbereich) und eine Mittelohrhöhle fehlen jedoch. Gleiches gilt für ein äußeres Kopulationsorgan. Wie embryologische Untersuchungen durch WHITESIDE (1986) gezeigt haben, ist der untere Schläfenbogen kein ursprüngliches Merkmal in der ontogenetischen Entwicklung, sondern dürfte eher funktionell durch das Gebiss bedingt sein. Die Stoffwechselvorgänge verlaufen bei der Tuatara, wie die Brückenechse von den Maoris genannt wird, sehr langsam, die Lebenserwartung ist dementsprechend groß.

Die Brückenechse ist entgegen den meisten rezenten Reptilien ein Dämmerungs- und Nachttier mit großen Augen. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts war sie noch auf dem Festland Neuseelands heimisch. Durch eingeschleppte bzw. eingeführte Feinde oder Konkurrenten (z. B. Ratten, Katzen, Füchse) ist sie auf Neuseeland selbst ausgerottet worden. Der Rückgang der einst

auch auf der Nordhemisphäre vorkommenden Brückenechsen dürfte durch die Konkurrenz durch Eidechsen (Lacertilia), die sich seit der Kreidezeit arten- und formenreich entwickelt haben, bedingt sein.

Auch wenn *Sphenodon punctatus* hinsichtlich ihrer taxonomischen Position und auch wegen ihrer anatomischen Besonderheiten einige Änderungen erfahren hat, kann sie dennoch als klassisches „lebendes Fossil" gelten.

Ein weiteres ist erst vor wenigen Jahrzehnten in Neukaledonien entdeckt worden. Es ist oder besser gesagt, war ein landbewohnender Vertreter der Krokodile (Crocodylia), der erst in historischer Zeit ausgerottet wurde. Reste dieses Krokodils wurden erstmalig 1980 entdeckt und 1987 als *Mekosuchus inexpectatus* beschrieben (BALONET & BUFFETAUT 1987). Diese Art besitzt etliche primitive Merkmale und vereint Eigenschaften von Krokodilen, Alligatoren und Gavialen, weshalb *Mekosuchus inexpectatus* auch einer eigenen Familie (Mekosuchidae) zugeordnet wird (Abb. 24). Als landbewohnendes Krokodil war diese endemische Art ein Weichtierfresser, wie das Gebiss erkennen lässt. *Mekosuchus inexpectatus* ist als Endemit auf ein Reliktareal beschränkt und kann – obwohl ausgestorben – als „lebendes Fossil" gelten.

Neuseeland ist nicht nur durch die Brückenechse als „lebendes Fossil" unter den Evolutionsbiologen in den Blickpunkt gerückt worden, sondern auch durch das Vorkommen der sog. „Ur-Frösche" (Leiopelmatidae) für den Zoologen bemerkenswert. Im Jahr 1861 beschrieb der österreichische Zoologe L.J. Fitzinger, der bereits als Erstbeschreiber des südamerikanischen Lungenfisches *Lepidosiren paradoxa* erwähnt wurde, erstmals einen Urfrosch als *Leiopelma hochstetteri* (nach dem Entdecker Ferdinand von Hochstetter vom Naturhistorischen Museum Wien). Auf Grund etlicher morphologisch-anatomischer altertümlicher Besonderheiten (amphicoele Wirbel, freie Rippen bei den erwachsenen Tieren, neun Rumpfwirbel, ein kurzer knöcherner Schwanz aus einzelnen Wirbeln mit Schwanzmuskulatur, Fehlen von Schwimmhäuten zwischen den Zehen) handelt es sich bei diesen „Ur-Fröschen" um die ursprünglichsten rezenten Froschlurche (Anura). Neben *Leiopelma hochstetteri* sind noch zwei weitere Arten beschrieben worden. Sie werden zusammen mit etlichen anderen Froschfamilien als Archaeobatrachia zusammengefasst.

Der in den letzten Jahren in Südindien entdeckte und als „lebendes Fossil" bezeichnete Nasenfrosch *Nasikabatrachus sahyadrensis* ist zwar durch seine nähere Verwandtschaft mit den Sooglossiden von den Seychellen tiergeographisch interessant, jedoch als Angehöriger der Neobatrachia kein „lebendes Fossil".

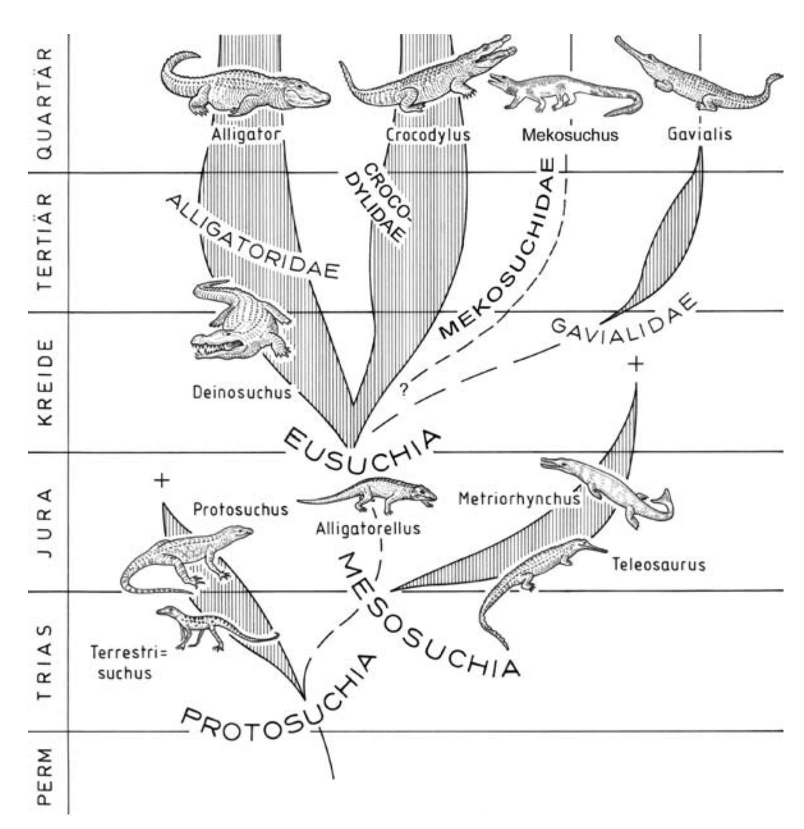


Abb. 24: „Stammbaum" der Panzerechsen (Crocodylia). Die rezenten Krokodile sind durchwegs Angehörige der „modernen" Crocodylia (Eusuchia). *Mekosuchus inexpectatus* aus Neukaledonien nimmt eine Sonderstellung ein. Nach THENIUS 2000, verändert.

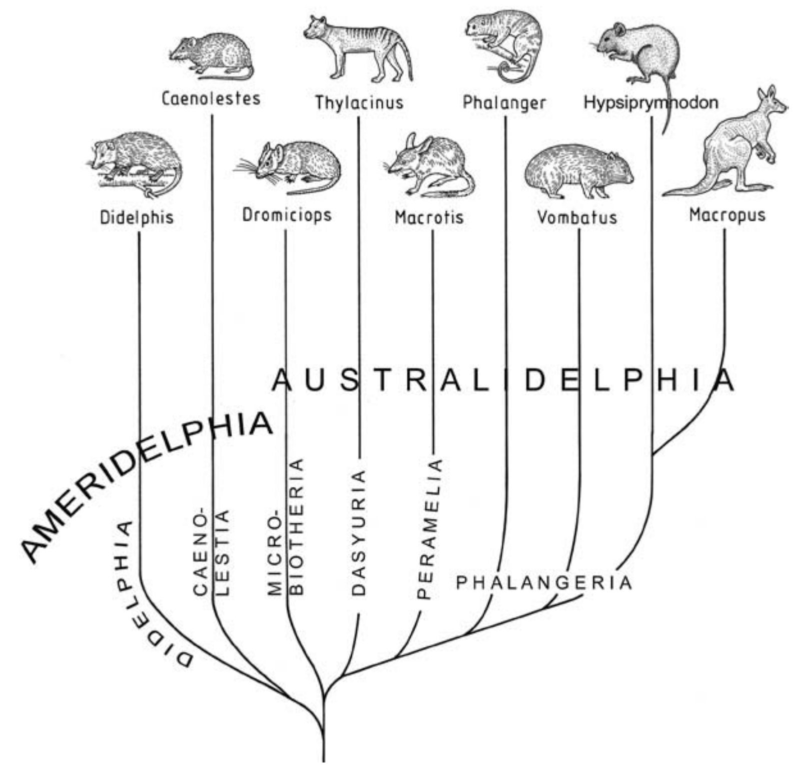


Abb. 25: Die Großgliederung der Beuteltiere (Marsupialia) und ihre vermutlichen verwandschaftlichen Beziehungen. Beachte *Dromiciops* als Angehörige der Australidelphia und *Caenolestes* als Vertreter der Ameridelphia. Ausführung: Johannes Rauch, OÖ. Landesmuseum.

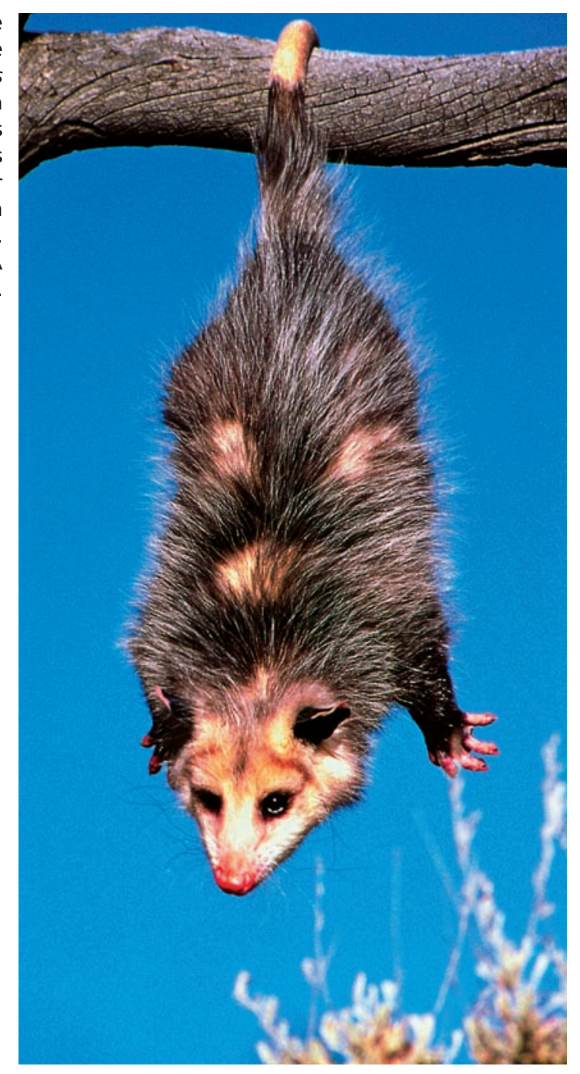


Abb. 26: Die nordamerikanische Beutelratte (*Didelphis virginiana* = American opossum). Als altertümliches Beuteltier seit der Oberkreide kaum verändert. Foto T. Vezo/Wildlife, OKAPIA Frankfurt/M.

Als zweifellos altertümlichste Schwanzlurche (Urodela) gelten die Riesensalamander (Cryptobranchoidea) Ostasiens (*Andrias japonicus* und *A. davidianus*) und Nordamerikas (*Cryptobranchus alleganiensis*). Riesensalamander waren zur Tertiärzeit in ganz Eurasien und Nordamerika heimisch. Besonders bekannt ist das Skelett eines Riesensalamanders (*Andrias scheuchzeri*) aus dem Miozän von Öhningen am Bodensee geworden, das im Jahr 1726 durch den Zürcher Arzt und Naturforscher Johann Jakob Scheuchzer ursprünglich als das Skelett eines in der Sintflut ertrunkenen armen Sünders, also eines Menschen, gedeutet wurde. Erst der berühmte Zoologe und Begründer der Wirbeltierpaläontologie, Georges Cuvier, vom Naturhistorischen Museum in Paris, erkannte die wahre Natur dieses Fossilfundes.

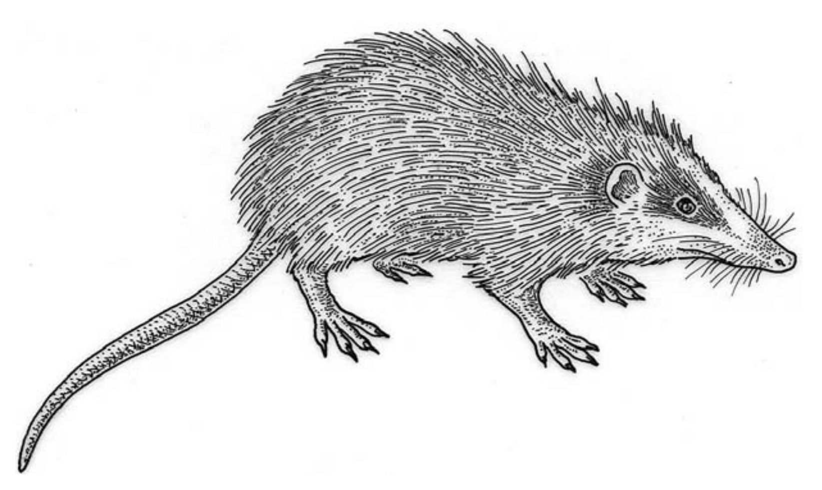


Abb. 27: Der Rattenigel (*Echinosorex gymnura*) Südostasiens als altertümlicher Igel ohne Stacheln und mit einem „Rattenschwanz". Nach THENIUS 2000.

Damit zu den Säugetieren (Mammalia), von denen bereits das Schnabeltier erwähnt wurde. Während das Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*; s. Abb. 1) als Angehöriger der Prototheria allerdings nicht als „lebendes Fossil" bezeichet werden kann, sondern nur als Säugetier mit etlichen bereits genannten altertümlichen Merkmalen neben zahlreichen Besonderheiten, wie „Entenschnabel" mit Elektrorezeptoren, Schwimmhäute zwischen den Zehen, Giftstachel bei den männlichen Individuen, Eizahn bei den schlüpfenden Jungtieren, gelten etliche Arten sowohl unter den Beuteltieren als auch unter den Plazentatieren als „lebende Fossilien".

Wie bereits oben angedeutet, zählen unter den Beuteltieren (Marsupialia) Beutelratten mit der Gattung *Didelphis* unter den Didelphia, ferner die Spitzmausopossums mit *Caenolestes* als als Angehörige der Caenolestia und *Dromiciops* als Vertreter der Microbiotheria zu „lebenden Fossilien" in der Neuen Welt (Abb. 25). Besonders bemerkenswert ist letztere mit der einzigen rezenten Art *Dromiciops gliroides* (= *australis*) als Chiloe-Beutelratte. Diese nur lokal aus feuchten Nothofagus- und Bambuswäldern der chilenischen und argentinischen Anden bekannte, nächtlich lebende Beutelrattenart ist die einzige, in einem Refugialgebiet Überlebende der in der Tertiärzeit häufigen Microbiotheriiden. Diese waren einst in weiten Teilen Südamerikas verbreitet. Die ältesten Microbiotheriiden sind bereits aus dem Paleozän bekannt. Gewisse Merkmale im Bau des Fußes hat *Dromiciops* mit australischen Beutlern gemeinsam, weshalb die Microbiotheriiden vom US-Paläontologen F.S. SZALAY (1982) auch als Angehörige der sog. Australidelphia bezeichnet werden.

Beutelratten (Didelphidae) sind bereits aus der jüngeren Kreidezeit bekannt (z. B. *Alphadon*, *Eodelphis*) und waren zur Tertiärzeit auch in Eurasien heimisch. Die nordamerikanische Beutelratte (= „American opossum") *Didelphis virginiana* (Abb. 26) ist ein erdgeschichtlich junger Einwanderer aus Südamerika.

Unter den australischen Beuteltieren ist das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) aus den Regenwäldern von Queensland in Nordostaustralien das altertümlichste Känguruh überhaupt. Ursprünglich war man sogar im Zweifel ob es sich um einen Klet-

terbeutler (Phalangeridae) oder um ein primitives Känguruh (Macropodidae) handelt. Im Gegensatz zu den übrigen, rein pflanzenfressenden Känguruhs ist es ein Allesfresser ohne entsprechend spezialisierten Magen-Darmtrakt, die Hintergliedmaßen sind nicht so stark verlängert wie bei diesen und außerdem sind noch alle fünf Zehen am Fuß vorhanden (GANSLOẞER 1988). Besonderheiten, die zusammen mit dem Reliktvorkommen Voraussetzungen für ein „lebendes Fossil" sind.

Unter den Insektenfressern (Insectivora = Lipotyphla) sind die Haar- oder Rattenigel (z. B. *Echinosorex* = „*Gymnura*„, *Hylomys*) Südostasiens als Angehörige der Igelartigen (Erinaceidae) die altertümlichsten Erinaceomorpha und damit als Modelle der einstigen Stammformen der heutigen Stacheligel (z. B. *Erinaceus*, *Hemiechinus*) mit einem kennzeichnenden Stachelkleid samt Einrollreflex mit entsprechender Muskulatur anzusehen (Abb. 27). Es sind meist nachtaktive Urwaldbewohner, deren tertiärzeitliche Verwandte einst auf der gesamten Nordhemisphäre verbreitet waren. Das gegenwärtige Verbreitungsgebiet ist ein Schrumpf- bzw. Reliktareal. Die Rattenigel sind nicht nur stachellose Igel mit einem „Rattenschwanz", sondern auch „lebende Fossilien".

Von den Nagetieren (Rodentia) sei hier lediglich die „Felsenratte" (*Laonastes aenigmamus*) aus Laos als Angehörige der seit elf Millionen Jahren für ausgestorben gehaltenen Diatomyiden erwähnt, als Beispiel für den sog. „Lazarus-Effekt" (JENKINS & al. 2004).

Die Raubtiere (Carnivora) sind gegenwärtig durch verschieden hoch spezialisierte Arten als Landraubtiere (Fissipedia) und Robben (Pinnipedia) vertreten. Altertümliche Formen sind sowohl unter den Arctoidea (mit Marder- und Bärenartigen) als auch unter den Feloidea (mit Schleichkatzen, Katzen und Hyänen) bekannt. Unter den Arctoidea sind es innerhalb der sog. Kleinbären (Procyonidae und Ailuridae) die nachtaktiven Katzenfretts, die mit zwei Arten (*Bassariscus astutus* in Nord- und *B. sumichrasti* in Mittelamerika) heimisch sind. Die rezenten Arten unterscheiden sich kaum von jungtertiären Formen (*Bassariscus antiquus*) aus Nordamerika. Sie erinnern im Habitus entfernt zwar an Marder, unterscheiden sich aber von diesen auch durch das eher katzenartige Verhalten. Die Katzenfretts verzehren tierische und pflanzliche Nahrung. Sie sind die ursprünglichste Gattung unter den sonst durchwegs abgeleiteten Kleinbären (z. B. Waschbär, Nasen- und Wickelbär).

Unter den Schleichkatzen (Viverridae und Herpestidae) gelten die Gattungen *Herpestes*, *Nandinia* und *Mungos* als relativ ursprünglichste Formen.

Als Paarhufer (Artiodactyla) zählen zwar die Schweineartigen (Suiformes oder Suina) in vieler Hinsicht zu den ursprünglichsten Formen, ohne dass sie als „lebende Fossilien" bezeichnet werden können. Unter den höchst entwickelten Paarhufern, den Wiederkäuern (Ruminantia) bilden die geweihlosen Zwerghirsche oder Hirschferkel (Tragulidae) richtige Basalformen. Die primitivste Art ist das Wassermoschustier oder Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*, Abb. 28) aus den afrikanischen Regenwäldern. Nach morphologisch-anatomischen Merkmalen unterscheidet es sich kaum von seinen jungtertiären Vorfahren (*Dorcatherium*) und es vereint Eigenschaften von Schweinen und Wiederkäuern.

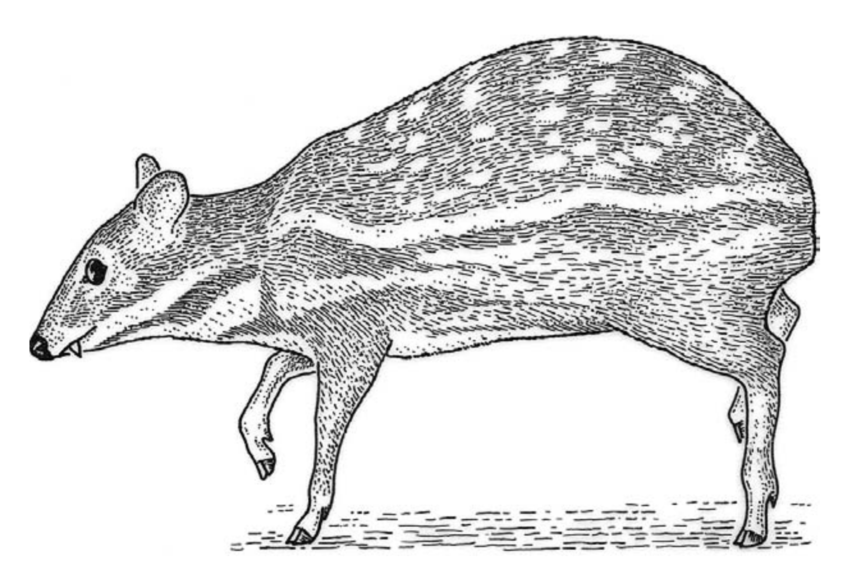


Abb. 28: Das afrikanische Wassermoschustier oder Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*) als ursprünglichster Angehöriger der geweihlosen Zwerghirsche (Tragulidae) und damit der Wiederkäuer. Skizze L. Leitner. Nach THENIUS 2000.

Unter den eigentlichen Hirschen (Cervidae) zählen die Muntjaks oder Schopfhirsche (*Muntiacus*, *Megamuntiacus* und *Elaphodus*) Süd- und Südostasiens zu den ursprünglichsten geweihtragenden Hirschen. Die Muntjaks sind Gabelhirsche mit langen Rosenstöcken und ähnlich den Zwerghirschen stark verlängerten Oberkiefereckzähnen bei den männlichen Individuen (Abb. 29). Es sind richtige Buschschlüpfer.

Nun aber zu den Unpaarhufern. Die Einhufer (Equidae) sind zweifellos die spezialisiertesten Unpaarhufer (Perissodactyla) der Gegenwart. Die heutigen Tapire (Tapiridae) zählen hingegen zu den altertümlichen heutigen Formen. Tapirartige waren im Alttertiär durch zahlreiche Arten als Angehörige mehrerer Familien auf der nördlichen Hemisphäre heimisch. Lediglich die Familie der Tapiridae überlebte die Oligo-Miozängrenze mit *Protapirus*, *Tapiravus* und *Tapirus*. Tapire waren im Jungtertiär in Nordamerika und Eurasien noch weit verbreitet. Sie gelangten erst im Pleistozän nach Südamerika. Die rezenten Arten sind auf Mittel- (*Tapirus bairdi*) und Südamerika (*T. terrestris* und *T. pinchaque*) sowie Südostasien (*T.* [*Acrocodia*] *indicus*) beschränkt. Das



Abb. 29: Männlicher Muntjak- oder Gabelhirsch (*Muntiacus muntjak*) von Java, Indonesien, als ursprünglichster Vertreter der Hirsche (Cervidae). Beachte lange Rosenstöcke, Gabelgeweih und verlängerten Oberkiefereckzahn. Foto G. Cubitt. OKAPIA Frankfurt/M.

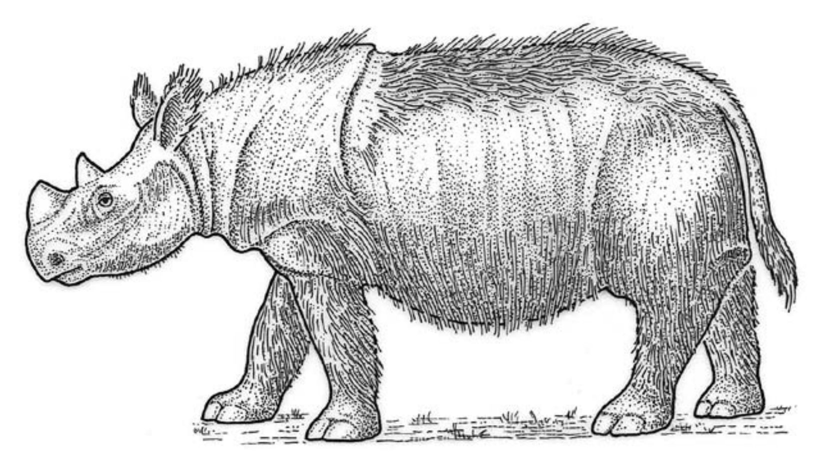


Abb. 30: Das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) als altertümlichste Art unter den rezenten Nashörnern (Rhinocerotidae). Skizze L. Leitner. Nach Thenius 2000.

heutige Verbreitungsgebiet ist ein typisches disjunktes Schrumpfareal (wenn man von Südamerika absieht). Abgesehen von dem kurzen Rüssel mit den endständigen Nasenöffnungen und einem ausgezeichneten Geruchssinn sowie knorpeligen Kehlsäcken als Ausstülpungen der Ohrtrompete, sind die Tapire tatsächlich die altertümlichsten Unpaarhufer der Gegenwart. Ihre Vorderfüße sind vier-, die Hinterfüße dreizehig. Die niedrigkronigen Backenzähne weisen die Tapire als Blatt- und Zweigäser aus. Der Magen-Darmtrakt ist einfach gebaut und besitzt nur einen kurzen Blinddarm.

Unter den gegenwärtig nur mehr durch fünf Arten vertretenen Nashörnern (Rhinocerotidae) zählt das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) zu den altertümlichsten (Abb. 30). Es ist das einzige Nashorn mit einem dichten Haarkleid und ein Bewohner tropischer Regenwälder Sumatras, Borneos (Kalimantan) und Malaysias. Die Art ist heute in ihrer Verbreitung stark eingeschränkt und vom Aussterben bedroht. *Dicerorhinus* ist seit dem Jung-Oligozän nachgewiesen. Sie zählt damit zur ältesten Gattung unter den heutigen Rhinocerotiden, deren älteste Vorfahren aus der Eozänzeit bekannt sind. Diese waren kleine hornlose, schlankbeinige Frmen, die sich nur wenig von den übrigen damaligen Unpaarhufern unterschieden haben. Im Alttertiär existierten auch flusspferdähnliche, plump gebaute Rhinocerotiden (Amynodontiden) wowie richtige Riesenformen (Indricotherien). Zur jüngeren Eiszeit (Jung-Pleistozän) entwickelte sich mit dem Wohllnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) eine echte Kaltsteppenform als Zeitgenosse von Mammut (*Mammuthus primigenius*) und Moschusochse (*Ovibos moschatus*). *Dicerorhinus* war im Miozän nicht nur in Eurasien, sondern auch in Afrika heimisch. Die übrigen Nashörner sind zwar auch alle Überlebende aus dem Jungtertiär, doch nur das Sumatranashorn als altertümlichste Art kann als „lebendes Fossil" bezeichnet werden.

Zusammenfassung

Nach einer Definition des Begriffes „lebendes Fossil" an Hand des australischen Lungenfisches *Neoceratodus forsteri* wird ein Überblick über derartige „lebende Fossilien" unter den Prokaryota (hyperthermophile und methanogene Archaea; Cyanobakterien als Bacteria) und den Eukarya mit den wichtigsten „lebenden Fossilien", wie etwa *Dipteris conjugata*, *Ginkgo biloba*, *Metasequoia „glyptostroboides„* und *Amborella trichopoda* als Pflanzen, *Nautilus*, *Limulus*, *Triops* und *Lingula* als „Evertebraten", *Latimeria*, *Neoceratodus*, *Andrias*, *Sphenodon*, *Mekosuchus*, *Didelphis*, *Dromiciops*, *Hypsiprymnodon* und *Echinosorex* als Wirbeltiere, gegeben.

Vermutliche Ursachen für das Überleben derartiger Konservativtypen werden im Text diskutiert und ihre Bedeutung für die Evolutionsbiologie aufgezeigt.

Auf die Wichtigkeit von Fossilfunden und molekularbiologischen Befunden für die Beurteilung des erdgeschichtlichen Alters bzw. der stammesgeschichtlichen Beziehungen wird hingewiesen.

Danksagung

Für den Arbeitsplatz am Institut für Paläontologie der Universität Wien sei deren jeweiligen Vorständen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Für die Umsetzung des handschriftlichen Manuskriptes in den druckfertigen Text (Diskette) möchte ich Frau Karin Lippert vom og. Institut herzlich danken. Für die oft mühevolle Beschaffung von Literatur sei hier stellvertretend für alle Bibliothekar/innen Herrn Prof. Mag. Dr. Karl Rauscher bestens gedankt.

Für die Anfertigung von Fotos bzw. Zeichnungen bin ich den Herren R. Gold, Institut für Paläontologie, und Herrn Leo Leitner †, einstmals Institut für Geologie der Universität Wien, zu Dank verpflichtet.

Für die Überlassung von Abbildungsvorlagen bzw. für wertvolle Hinweise danke ich folgenden Damen und Herren: Prof. Dr. H. Aspöck, Medizin. Universität Wien, und Prof. Dr. U. Aspöck, Naturhist. Museum Wien; Prof. Dr. B. Blaszkiewitz, Tierpark Berlin-Friedrichsfelde; Prof. Dr. F. Ehrendorfer, Institut für Botanik, Universität Wien; Prof. Dr. D. K. Ferguson, Institut für Paläontologie, Universität Wien; Prof. Dr. G. Grabherr, Institut für Naturschutz und Ökologie, Universität Wien; Prof. Dr. M. Hesse, Institut für Botanik, Universität Wien; Karen Hissmann, JFM-GEOMAR, Kiel; Ass. Prof. Dr. W. Hödl, Institut für Zoologie, Universität Wien; Prof. Dr. H. Löffler, Institut für Zoologie, Universität Wien; Dr. D. Meischner, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Göttingen; Dr. F. Pfeil, München; Prof. Dr. et Mag. G. Rabeder, Institut für Paläontologie, Universität Wien; Prof. Dr. J. Reitner, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Göttingen; Dr. Edith Starmühlner, Wien; Prof. Dr. K. O. Stetter, Universität Regensburg; Dr. G. Viohl, Jura-Museum Eichstätt; Prof. Dr. R. Zetter, Institut für Paläontologie, Universität Wien.

Literatur

ABEL O. (1914): Orimente und Rudimente. — Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien **12**: 79-82.

AGASSIZ. L. (1838): Recherches sur les poissons fossiles. Tom **3**, Neuchâtel.

ASPÖCK H. (2003): Kamelhalsfliegen – lebende Fossilien: Eine der Endkreide-Katastrophe entkommene Tiergruppe. — Verh. Westd. Entomol. Tag 2002, Düsseldorf: 1-6.

ANDERSEN L.J. & P.A. SELDEN (1997): Opisthosomal fusion and phylogeny of Paleozoic Xiphosura. — Lethaia **30**: 19-31.

BALONET J.G. & E. BUFFETAUT (1987): *Mekosuchus inexpectatus* u.g.n.sp. Crocodilien nouveau de l'holocène de Nouvelle Caledonie. — C.R. Acad. Sci. Paris **2** (14): 853-856.

BORSCH T. & al. (2005): Towards understanding basal angiosperm diversification. — Nova Acta Leopold. N.F. **92** (342): 85-110.

CARROLL R.L. (1985): A pleurosaur from the Lower Jurassic and the taxonomic position of Sphenodontida. — Palaeontographica **A 189**: 1-28.

DARWIN Ch. (1859): On the origin of species by means of natural selection. — Murray, London: ix + 1-502.

EHRENDORFER F. (1998): Strasburger Lehrbuch der Botanik. — Stuttgart (G. Fischer).

FOREY P.L. (1998): History of the coelacanth fishes. — Chapman & Hall, London: xiii + 1-419.

FRICKE H. (1988): Coelacanths. The fish that time forgot. — National Geogr. Magaz. **173**: 824-838.

FRISCH W. & M. MESCHEDE (2005): Plattentektonik. Kontinentverschiebung und Gebirgsbildung. — Wiss. Buchges., Darmstadt: 1-196.

FUKAREK F. (1992): Pteridophyta. — Urania Pflanzenreich **1**: 78-244.

FUKAREK F., SCHULTZE-MOTEL J. & M. SIEGEL (1992): Moose – Farne – Nacktsamer. — Urania Pflanzenreich, **1**: 1-390.

GANSLOẞER U. (1988): Rattenkänguruhs. — In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Vol. **1**. Kindler, München: 355-359.

HAFFER J. (1982): General aspects of the refuge theory. — In: PRANCE G.T. (Ed.), Biological diversification in the tropics. Columbia-Univ., New York: 6-24.

HESSE M. (2001): Pollen characters of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae): A reinvestigation. — Intern. J. Plant Sci.: 201-208.

HÖDL W. & al. (1996): Urzeitkrebse Österreichs. Lebende Fossilien in kurzlebigen Gewässern. — Stapfia **42**: 1-169.

HORN M. (2005): Lebende mikrobielle Fossilien – wie Bakterien gelernt haben, den Menschen zu infizieren. — Vortrag Zool.-Botan. Ges. Österr., 15.06.05.

JENKINS P.D., KILPATRICK C.W., ROBINSON M.F. & R.J. TIMMINS (2004): Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. — System. & Biodivers. **2**: 419-454.

KAPPLER A. (2006): Bildung eisenhaltiger Gesteinsformationen durch Bakterien im Präkambrium. — Naturw. Rdsch. **59** (2): 93-94.

KELBER K.-P. (1999): *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas. — In: HAUSCHKE N. & V. WILDE (Hrsg.), Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter. Verlag Dr. F. Pfeil, München: 383-394.

KIMURA M. (1968): Evolutionary rate at the molecular level. — Nature **217**: 624-626.

KNOOP V. (2005): Mitochondrial insights for land plant phylogeny and a comparativ case study in ferns. — Nova Acta Leopold. N.F. **92**: (342).

KOWALLIK K.V. (1997): Chloroplasten – Evolution eines Endosymbionten. — Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. **135/136**, Wien.

KREFFT G. (1870): Description of a giant amphibian allied to the genus Lepidosiren from the Wide Bay distinct, Queensland. — Proc. Zool. Soc. London **1870**: 221-224.

KULL U. (2000): Neue Erkenntnisse zur Evolution der Pflanzen. — Naturw. Rdsch **53** (9): 464-466.

LEHMANN U. (2003): Paläontologisches Wörterbuch. 5. Aufl. — Spektrum, Heidelberg: 1-325.

LePage B.A., Williams C.J. & H. Yang (Eds) (2005): The Geobiology and Ecology of Metasequoia. — Topics in Geobiology **22**: xvii + 1-434.

LePage B.A., Yang H. & M. Matsumoto (2005): The evolution and biogeographic history of Metasequoia. — In: LePage B.A., Williams C.J. & H. Yang (Ed.), The geobiology and Ecology of Metasequoia. Topics in Geobiology **22** Springer, Dordrecht: 3-114.

Lewin R. (1998): Die molekulare Uhr der Evolution. Gene und Stammbäume. — Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg: viii + 1-243.

Lobos G., Charrier A., Carrasco G. & R.E. Palma (2005): Presence of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) in the decidous forests of Central Chile. — Mammalian Biol. (Z. f. Säugetierkunde) **70**: 376-380.

Mickoleit G. (2004): Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. — F. Pfeil-Verlag, München: 1-671.

Saunders W.B. & N.H. Landman (Ed.) (1987): *Nautilus*. The Biology and Paleobiology of a living fossil. — Topics in Geobiology **6**: xxiii + 1-632.

Schmetterer G. (2002): Die Bedeutung der Cyanobakterien in unserer Umwelt. — Zool.-Botan. Ges. Österr. Vortrag, 24.04.2002, Wien.

Schneckenberger S. (1991): Neukaledonien – Pflanzenwelt einer Pazifik-Insel. — Palmengarten, Frankfurt/M., Sd.-Heft **16**: 1-78.

Schultze H.-P. (2004): Evolution der Actinopterygii und der Sarcopterygii: Zur Frage der Schwestergruppe der Tetrapoda. — Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin N.F. **43**: 175-199.

Schultze H.-P. (2004b): Sarcopterygii, Fleischflosser. 1. Dipnoi, Lungenfische. — In: Westheide W. & R. Rieger (Hrsg.), Spezielle Zoologie – Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Elsevier GmbH., München: 288-295.

Stetter K.O. (2003): Feuerzwerge – Zeugen der Urzeit. — Verh. Ges. Dtsch. Naturf. Ärzte, **122**: 119-129.

Storch V., Welsch U. & M. Wink (2001): Evolutionsbiologie. — Springer, Berlin: xv + 1-449.

Szalay F.S. (1982): A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. — In: Archer M. (Ed.), Carnivorous Marsupials. Roy. Zool. Soc. New South Wales: 621-640.

Thauer R. (2003): Methanogene Archaea: Vom Treibhauseffekt zum Feuerdrachen. — Verh. Ges. dtsch. Naturf. Ärzte **122**: 131-135.

Thenius E. (1984): Die Plattentektonik und ihre Bedeutung für die Geo- und Biowissenschaften. — Verh. naturw. Ver. Hamburg N.F. **27**: 5-42.

Thenius E. (2000): Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. 2. Aufl. — Verlag Dr. F. Pfeil, München: 1-228.

Ward P.D. (1984): Is Nautilus a living fossil? — In: Eldredge N. & S.M. Stanley (Ed.), Living fossils. Springer, New York: 247-256.

Ward P.D. (1987): The natural history of *Nautilus*. — Allen & Unwin, Boston: xiv + 1-267.

Ward P.D. & W.B. Saunders (1997): *Allonautilus*: a new genus of living nautiloid cephalopod an its bearing on phylogeny of the Nautilida. — J. Paleont. **71**: 1054-1064.

Weinberg S. (1999): Der Quastenflosser. — Argon Verlag, Berlin: 1-271.

Whiteside D.J. (1986): The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphyodontosaurus avonensis* gen. et sp. nov. and the modernising of a living fossil. — Philos. Trans. Roy. Soc. **(B) 312**: 379-430.

Woese C.R. & G.J. Olsen (1986): Archaebacterial phylogeny: Perspectives on the Ur kingdoms. — System. Applic. Microbiol. **7**: 161-177.

Woese C.R., Kandler O. & M.L. Wheelis (1990): Towards a natural system of organisms. Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. — Proc. Nation. Acad. Sci. USA **87**: 4576-4579.

Zuckerkandl E. & L. Pauling (1962): Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. — In: Kasha M. & B. Pullman (eds.): Horizons in Biochemistry. New York (Acad. Press): 189-225.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Erich Thenius
Institut für Paläontologie der Universität
Geozentrum
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria